

فسيولوجيا النبات

تأليف

فرانسيس هـ. ويذام

روبرت م. ديفلين



ترجمة

مراجعة

أ.د.

محمد فوزى عبد الحميد

أ.د. محمد محمود شراق

أ.د. عبد الهادى خضر

سعد الدين سلامة

نادية كامل

ARAB PUBLISHING GROUP



مجموعة العربية للنشر



إهداء

في ذكرى المرحومين والدي ووالدتي ، في ذكرى
أستاذي المرحوم الدكتور بكر أحمد ، إلى أساتذتي
وزملائي وأبنائي في الجامعات المصرية والعربية ،
إلى إنعام وإلهام وأمين وحمدي أهدي ترجمة هذا
الكتاب .

محمد فوزي عبد الحميد

٠١٢٥٩

فسيولوجيا النبات

فسيولوجيا النبات

Plant Physiology

Fourth Edition

تأليف

روبرت إم. ديفلين

فرانسيس ه. ويليام

ترجمة

الأستاذ الدكتور/محمد محمود شراقي الأستاذ الدكتور/عبد الهادي خضر

أستاذ فسيولوجيا النبات

أستاذ فسيولوجيا النبات

كلية الزراعة - جامعة بنها

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

الدكتورة/نادية كامل

الدكتور/ علي سعد الدين سلامة

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

مراجعة

الأستاذ الدكتور/محمد فوزي عبد الحميد

أستاذ ورئيس قسم النبات الزراعي

كلية الزراعة - جامعة بنها

ARAB PUBLISHING GROUP



المجموعة العربية للنشر

حقوق النشر :

الطبعة العربية :

الطبعة العربية ١٩٨٥ جميع حقوق الطبع والنشر © محفوظة للمجموعة
العربية للنشر Arab Publishing Group.

لا يجوز نشر أى جزء من هذا الكتاب أو اخزان مادته بطريقة الاسترجاع أو
نقله على أى وجه أو بأى طريقة سواء كانت الكترونية أو ميكانيكية أو بالتصوير
أو بالتسجيل أو خلاف ذلك إلا بموافقة الناشر على هذا كتابة ومقدماتاً .

المحتويات

١٣	مقدمة الطبعة العربية
١٥	مقدمة الطبعة الأجنبية
١٧	الفصل الأول : الخلايا النباتية : التركيب والوظيفة
١٩	الخلية النباتية الصميمة « النخطة »
٢٠	جدار الخلية
٣٠	الأغشية
٣٣	الفشاء البلازمي « البلازمالما »
٣٤	الشبكة الإندوبلازمية
٣٦	أجهزة جولجي
٣٧	الميتوكوندريا
٣٩	البلاستيدات
٤٢	الريبوزومات
٤٣	الفجوات
٤٥	الأنبيبات الدقيقة
٤٥	الأجسام الدقيقة ، الجليوكسيزومات ، والبيروكسيزومات ، والأسفيريوزومات
٤٧	النواة
٥٠	أسئلة
٥٣	قراءات مقترحة
٥٥	الفصل الثاني : الانتشار والأزموزية والتشرب
٥٦	القوانين الثلاثة للديناميكية الحرارية
٥٩	أنواع الطاقة
٦٠	الطاقة الانتقالية الكينييتيكية (الوضعية)
٦٠	الانتشار
٦٨	الماء : التركيب والخواص والتفاعلات
٧١	انتشار الماء : الأزموزية والتشرب
٧٦	العلاقة بين الكميات الأزموزية

٨٠	البلزمة
٨٢	الأزموزية بين الخلايا
٨٢	قياسات الجهد الأزموزي
٨٥	قياسات الجهد المائي
٩١	التشرب
٩٦	أسئلة
٩٨	قراءات مقترحة
٩٩	الفصل الثالث : امتصاص وانتقال الماء
١٠٠	عوامل التربة المؤثرة في امتصاص الماء
١٠٥	امتصاص الماء
١١٨	انتقال الماء
١٢٧	أسئلة
١٢٨	قراءات مقترحة
١٢٩	الفصل الرابع : فقد الماء : التتح
١٣٠	الإدماع
١٣٣	التتح
١٣٩	الميكانيكيات الثغرية في الفتح والقفل
١٤٨	العوامل المؤثرة على معدل التتح
١٥٧	مدلولية أهمية التتح
١٦١	أسئلة
١٦٢	قراءات مقترحة
١٦٣	الفصل الخامس : اكتشاف ووجود وميسورية العناصر الأساسية
١٦٤	العناصر الموجودة في النباتات
١٦٦	طرق الكشف والتأثيرات الفسيولوجية
١٧٣	تواجد العناصر
١٩٠	أسئلة
١٩١	قراءات مقترحة
١٩٣	الفصل السادس : امتصاص وانتقال الأملاح المعدنية
١٩٥	الامتصاص السلبي
٢٠٠	النقل النشط
٢١٤	العوامل المؤثرة على امتصاص الملح
٢١٨	الامتصاص والانتقال
٢٣١	أسئلة
٢٣٢	قراءات مقترحة

الفصل السابع : وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض نقصها ٢٣٣

التروجين ٢٣٤

الفسفور ٢٣٥

الكالسيوم ٢٣٦

المغنسيوم ٢٣٨

البوتاسيوم ٢٤٠

الكبريت ٢٤١

الحديد ٢٤٤

المنجنيز ٢٤٧

النحاس ٢٤٨

الزنك ٢٤٩

البورون ٢٥٠

المولبدنيوم ٢٥٢

أسئلة ٢٥٣

قراءات مقترحة ٢٥٤

الفصل الثامن : أيض التروجين ٢٥٥

التغذية التروجينية ٢٥٦

التروجين النتراتي والأمونيومي ٢٥٧

التروجين العضوي ٢٦٤

التروجين الجزئي ٢٦٥

التحولات التروجينية في التربة ٢٧٤

أسئلة ٢٧٨

قراءات مقترحة ٢٧٩

الفصل التاسع : البروتينات والأحماض النووية ٢٨١

الأحماض الأمينية والأميرات ٢٨٢

تمثيل الأحماض الأمينية ٢٨٦

البروتينات ٢٨٩

الأحماض النووية ٢٩٦

أسئلة ٣٠٦

قراءات مقترحة ٣٠٨

الفصل العاشر : الإنزيمات ٣٠٩

طبيعة الإنزيمات ٣١٠

تسمية وتقسيم الإنزيمات ٣١٦

توزيع الإنزيمات في خلايا النبات ٣٢٠

العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمي ٣٢٢

٣٣١	أسئلة
٣٣٢	قراءات مقترحة
٣٣٣	الفصل الحادى عشر : الكربوهيدرات
٣٣٤	تقسيمها
٣٥٠	تمثيل وتحلل السكروز
٣٥١	تمثيل وتحلل النشا
٣٦٠	بناء وتحلل السيلولوز
٣٦٣	بناء وتحلل المواد البكتينية
٣٦٤	انيولين
٣٦٦	أسئلة
٣٦٧	قراءات مقترحة
٣٦٩	الفصل الثانى عشر : صبغات وتركيب جهاز التمثيل الضوئى
٣٧٠	الصبغات المشتركة فى عملية التمثيل الضوئى
٣٧١	صبغات الكلوروفيل (اليخضور)
٣٧٤	تمثيل الكلوروفيل
٣٨١	صبغات الكاروتنويدات
٣٨٣	الدور المحتمل للكاروتنويدات فى النباتات
٣٨٧	صبغات الفيكوبليينات
٣٩١	الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء)
٤٠٢	أسئلة
٤٠٣	قراءات مقترحة
٤٠٥	الفصل الثالث عشر : انتقال الإلكترون وتفاعلات القسفرة فى التمثيل الضوئى
٤٠٧	تاريخ عملية التمثيل الضوئى
٤١٠	أصل (منشأ) الأوكسيجين فى التمثيل الضوئى
٤١٢	طبيعة الضوء
٤١٥	الشقوق الحرة
٤١٨	امتصاص الكلوروفيل للضوء وانتقال الطاقة
٤٢١	تأثير إمرسون
٤٢٣	نظامان للصبغة
٤٢٤	الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية)
٤٢٦	إنتاج جزيئات NADPH, ATP
٤٢٧	القسفرة التمثيل ضوئية (القسفرة الضوء تمثيلية)
٤٢٨	مخطط Z لانتقال الإلكترون والقسفرة الضوئية
٤٣٤	المستقبلات والموانع الأساسية (الابتدائية) للإلكترون

٤٣٦	الآليات (الميكانيزمات) المقترحة لتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات
٤٤٠	أسئلة
٤٤٢	قراءات مقترحة
٤٤٣	الفصل الرابع عشر : تثبيت واختزال ثانى أكسيد الكربون
٤٤٤	المقتنيات المشعة
٤٥٠	طريق أو مسلك كالفن وبنسون
٤٥٣	نباتات كء وتثبيت ثانى أكسيد الكربون (طريق ومسلك هاتش سلاك)
٤٥٩	الأبيض الحمضى للنباتات العصارية المتشحمة (الأبيض الحمضى التشحمى)
٤٦١	العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئى
٤٨٢	أسئلة
٤٨٣	قراءات مقترحة
٤٨٥	الفصل الخامس عشر : إنتقال السكريات
٤٨٧	تشرح نسيج اللحاء
٤٩١	المواد التى تنتقل داخل اللحاء
٤٩٤	المظاهر العامة (الخصائص العامة) للنقل اللحاءى
٥١٤	آليات (ميكانيكيات) النقل اللحاءى
٥٢٠	أسئلة
٥٢١	قراءات مقترحة
٥٢٣	الفصل السادس عشر : التنفس والتحويلات الداخلية الكيميائية
٥٢٥	علاقة أيض المواد الكربوهيدراتية بالنسبة للمركبات الأخرى
٥٢٥	تحرر واستغلال (استخدام) الطاقة
٥٥٦	قياس التنفس - معامل التنفس
٥٥٨	العوامل المؤثرة على معدل التنفس
٥٦٣	أسئلة
٥٦٥	قراءات مقترحة
٥٦٧	الفصل السابع عشر : الهرمونات النباتية : (الأوكسينات)
٥٦٨	نبذة تاريخية
٥٧٣	الاختبارات الحيوية
٥٨٤	تعريفات
٥٨٥	الأوكسينات الصناعية
٥٨٩	توزيع الأوكسين فى النبات
٥٩٣	التمثيل الحيوى لأندول - ٣ - حمض الخليك

٥٩٥	انتقال الأوكسين
٦٠١	هدم وإتلاف الأوكسين
٦٠٥	أسئلة
٦٠٦	قراءات مقترحة
٦٠٧	الفصل الثامن عشر : التأثيرات الفسيولوجية وآليات (ميكانيكيات) عمل الأوكسين
٦١٠	الاستقطالة الخلوية
٦١٢	« النمو الحامضي » وفعل الأوكسين
٦١٣	فعل الأوكسين ونوعية الـ RNA وبناء البروتين
٦١٧	حركات نمو النبات (اصطلاحات)
٦١٩	الانتحاء الضوئي
٦٢٠	الانتحاء الأرضي
٦٢٤	السيادة القمية
٦٢٧	إنشائية الجذر
٦٢٩	الثار اللائزمية
٦٣٠	التساقط
٦٣٦	التنفس
٦٣٧	تكوين الكالوس
٦٣٩	أسئلة
٦٤٠	قراءات مقترحة
٦٤١	الفصل التاسع عشر : الجبريلينات
٦٤٣	كيمياء الجبريلينات
٦٤٥	اقتنيل (البناء) الحيوى للجبريلين
٦٤٨	الجبريلينات المرتبطة
٦٥٠	انتقال الجبريلين
٦٥٠	الاختبارات الحيوية
٦٥٢	التأثيرات الفسيولوجية
٦٥٩	تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات
٦٦٥	آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات
٦٦٦	تفاعل الجبريلين مع DNA
٦٦٧	تفاعلات الجبريلين والأوكسين
٦٧١	الاستعمالات التجارية للجبريلينات
٦٧٤	أسئلة
٦٧٥	قراءات مقترحة

٦٧٧	الفصل العشرون : السيتوكينات والإيثيلين وحمض الأبسيسيك
٦٧٨	نبذة تاريخية
٦٨٣	اكتشاف وعزل الزيتين ومشتقاته
٦٨٦	وجود السيتوكينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها
٦٨٩	السيتوكينات المرتبطة
٦٩٠	توزيع السيتوكينات في النبات
٦٩٠	التمثيل الحيوى
٦٩١	الاختبارات الحيوية للسيتوكينات
٦٩٤	التأثيرات الفسيولوجية
٧٠٦	السيتوكينات والعدوى الفيروسية
٧٠٧	إنقال المغذيات والمواد العضوية
٧٠٩	عمل السيتوكينات
٧١٤	التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين
٧٢٤	التمثيل الحيوى للإيثيلين
٧٢٧	حمض الأبسيسيك
٧٢٩	كيمياء حمض الأبسيسيك
٧٢٩	طرق الكشف
٧٣١	التمثيل الحيوى لحمض الأبسيسيك
٧٣٢	انتقال حمض الأبسيسيك
٧٣٦	الإجهاد المائى وحمض الأبسيسيك
٧٣٨	أسئلة
٧٤٠	قراءات مقترحة
٧٤١	الفصل الحادى والعشرون : التأقت الضوئى والفيوكروم
٧٤٣	التزهير
٧٥٣	الإدراك الحسى للفترة الضوئية المحفزة
٧٥٨	الفيوكروم « الصبغ النباتى »
٧٦٤	هرمونات التزهير والجبريلينات
٧٦٨	أسئلة
٧٦٩	قراءات مقترحة
٧٧١	الفصل الثانى والعشرون : الارتباغ وتحمل البرودة
٧٧٣	الارتباغ والتزهير
٧٨٥	إنعكاس الارتباغ (أى إبطال الارتباغ)
٧٨٧	إحلال الجبريلين محل المعاملة بالبرودة

٧٨٨	العوامل الأخرى المعدلة لعملية الارتباع
٧٨٩	تحمل النباتات للبرودة
٧٩٠	تحمل البرودة والشمع والمكونات الأيضية
٧٩٢	تحمل البرودة والنشاط الإنزيمى
٧٩٦	أسئلة
٧٩٧	قراءات مقترحة
٧٩٩	الفصل الثالث والعشرون : السكون
٨٠٣	سكون البذرة والإنبات
٨١٥	الكيمائيات والإنبات
٨١٧	سكون البراعم
٨٢٨	أسئلة
٨٢٩	قراءات مقترحة
٨٣١	ملحق أ : الفرويات
٨٣٩	ملحق ب : استعراض للجهد الهيدروجينى (pH) والمنظمات
٨٤٧	المراجع
٨٩٧	قائمة بأهم المصطلحات العلمية

مقدمة الطبعة العربية

قامت النهضة الغربية الحديثة على الكنوز العلمية للرواد العرب الأوائل من العلماء والمفكرين ، بما ترجموه وأخذوه عنهم ، لذلك فإن النهضة الحديثة الغربية لم تبدأ من فراغ . واليوم آن الأوان لنا أن نأخذ عنهم سبل التقدم العلمي فقط ونترك لهم من عاداتهم وتقاليدهم مالا يروق لنا ولا يتناسب مع تقاليدنا وحضارتنا العريقة . لذلك فإننا اليوم في حاجة ماسة ان تصمم المكتبة العربية وان تزخر بالعلوم الحديثة من اجل مستقبل مشرق لشعبنا ونحن نملك مقومات حضارية أعرق . وفي سبيل ذلك فإننا نسهم اليوم في ترجمة أحدث وأرفع كتاب صدر في الغرب في علم فسيولوجيا النبات المؤلفه روبرت م. ديفلين وفرنسيس هـ. ويذام وينشره يكون أول كتاب مترجم تضمه المكتبة العربية في علم فسيولوجيا النبات الحديث . حيث إنه يزخر بالمعلومات الحديثة والرائدة على حد سواء وهو يغطي أكبر مساحة في هذا العلم بطريقة موجزة تخدم الطلاب الناطقين بالضاد المتحدثين في دراسة العلوم البيولوجية بالمرحلة الجامعية الأولى في كليات العلوم والزراعة والتربية وقد يمتد أيضاً ليعخدم طلاب الكليات العملية الأخرى مثل الطب والصيدلة وطب الأسنان والطب البيطرى الدارسين لبعض أبواب علم النبات العام - كما أنه مقدمة بسيطة للطلاب الدارسين لعلم الكيمياء الحيوية أيضاً خاصة الكيمياء الحيوية النباتية بما يضم بين طياته من معلومات حديثة متطورة للغاية في هذا المجال .

امتداداً لما ذكره المؤلفان في تقديم طبعتهما الانجليزية فإن هذا الكتاب قد رتبت أبوابه بطريقة منطقية من ناحية التسلسل العلمى المطلوب في دراسة مثل هذه العلوم واشتمل على مجموعة من الأسئلة في نهاية كل فصل كما ذيل كل فصل أيضاً بمجموعة من المراجع المقترح قراءتها للاستفادة بالمعلومات في حالة رغبة الطلاب إلى المزيد من الإطلاع في نقطة معينة في هذا الخضم الهائل من المعلومات التى اتاحت في العشرين سنة الماضية في هذا العلم ذو الأهمية الكبرى لحياة الإنسان ورفاهيته ولإرتباطه الوثيق بالعلوم الأخرى ذات الأهمية الاقتصادية ألا وهى علوم الإنتاج النباتى . كما زود الكتاب في نهايته بالعديد من المراجع التى بوبت حسب فصول الكتاب بطريقة يسهل على الطالب الرجوع إليها وهذا الكم الهائل من المراجع يبين المدى الواسع والعظيم من المعلومات التى يضمها هذا الكتاب الحديث ومدى الفائدة التى تعود إلى المكتبة العربية بترجمته من ناحية ووضع

طلاب العربية على أبواب العلم الحديث من ناحية أخرى .

اجتهدنا في أن تكون ترجمتنا لهذا الكتاب المتطور في متناول طلابنا وذلك بالبساطة في التعبير ، وقد حاولنا أيضاً الاجتهاد في ترجمة العديد من الاصطلاحات الفنية الجديدة التي يزخر بها هذا الكتاب والتي ضمتها النسخة الانجليزية . أما فيما يخص بأسماء العديد من النباتات التي ذكرها المؤلفان فقد كتبها إما باللغة الانجليزية الدارجة في الولايات المتحدة أو بذكر الاسم العلمي للجنس فقط دون ذكر النوع أو بذكر الاسم العلمي للجنس والنوع معاً ، ولما كان العديد من بين تلك النباتات غير مألوف في الوطن العربي بصفة خاصة ، إلا أننا قد اجتهدنا في التعريف بهذه النباتات وذكر أسمائها العربية . ذكر المؤلفان أيضاً في أماكن متفرقة في بعض الأحيان ظروف الولايات المتحدة الأمريكية وقد حاولنا أن نقارن بينها وبين الظروف العربية بصفة عامة بما تم دراسته أو لم يتم بعد .

نحن سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ الدكتور عبد الهادي خضر بترجمته لباني التغذية المعدنية والدكتور على سعد الدين سلامة بترجمته لباني الأوكسينات والدكتورة نادية كامل بترجمتها لباني الخلية والانتشار والدكتور عباس صقر بما قلم به من المساهمة في ترجمة باب الارتباع . ونحن أيضاً سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ محمد درباله مدير عام الدار العربية للنشر والتوزيع بما منحنا إياه من فرصة في ترجمة هذا الكتاب من خلال برنامج الفذ وبما يضيفه كناشر متميز للمكتبة العربية من كتب ومراجع علمية لخدمة العلم .

وإننا أيضاً لا ننسى الجهود المضنية والصبر الرائع والعمل الدائب للشباب المهندسين هدى قنديل والدكتور عبد الباقي حشاد اللذان أسهما بعملهما الرائع في إخراج هذه النسخة العربية بصورة مشرفة وإلى جميع المراجعين اللغويين والعاملين في الدار العربية للنشر والتوزيع ومطابع المكتب المصري الحديث بموفور الشكر والثناء على ما قاموا به وبذلوه من جهد في خدمة العلم والمكتبة العربية وطلاب وطننا العزيز .

محمد فوزي عبد الحميد

محمد محمود شراقي

مقدمة الطبعة الأجنبية

تقدم الطبعة الرابعة من كتاب فسيولوجيا النبات - مقدمة في مجال هذا العلم الحديث اليوم . وهي تحتوي على بعض من البحوث مع لمحات تاريخية في صورة كتاب ذو حجم متوسط والذي قد صمم طبقاً للإحتياجات الفكرية للدارسين المبتدئين .

وكما هو الحال في حقل العلوم فإن البحوث في علم فسيولوجيا النبات تتزايد بسرعات عالية ، ولتقديم قواعد أسس فسيولوجيا النبات فقد ذكرنا أحدث البحوث التي أجريت بالإضافة إلى تقديم وتزويد الطلاب بالأبحاث الكلاسيكية الرائدة في مساحة هي في العادة تعطى في جرة قصيرة وموجزة في الكتب الدراسية .

ولكى نحافظ على هذا الكتاب في المجال العمل ، فقد سعينا إلى إتاحة وتقديم تفاصيل كافية لإستحثاث شغف الطلاب وفي نفس الوقت نضمهم على أبواب إدراك الاتجاهات البحثية .

وقد شجعنا الطلاب الذين لهم ميول واهتمامات خاصة بناحية معينة وخاصة في فسيولوجيا النبات بتزويد وتزليل نهايات كل فصل بقرارات مقترحة ، والتي تقدم مصادر للمزيد من الدراسة وأيضاً كمرشد إلى المساحات التي تحتاج إلى المزيد من البحث .

ونزولا على رغبة واستجابة لمستخدمي الطبعة السابقة ، فقد أعدنا ترتيب الفصول لكي تقدم اقتراباً أكثر منطقياً إلى دراسة فسيولوجيا النبات . فقد بدأ الكتاب بشرح الخلية وخلفيات المعلومات الأساسية ، وتغطي الفصول الست التالية العمليات الفيزيائية التي تعمل داخل النبات ، أما التسع فصول التالية فقد بنيت على أساس معالجة الكيمياء الحيوية النباتية والأبيض أى التحولات الغذائية . أما الفصول السبع الأخيرة فهي تغطي منطقياً نمو النبات وإثماره . كما شملت الطبعة الرابعة تغورات أخرى ألا وهي تحريك شرح الغرويات ورقم الأس الأهدروجيني والمنظومات الكيميائية إلى ملحقين في نهاية الكتاب . وذلك لتحسين تتبع تدفق المادة العلمية - ولتقديم مرونة أكثر في تغطية هذه المواضيع . كما تضمن أيضاً في نهايات كل فصل أسئلة لتساعد الدارسين في مراجعة مادة الفصل ولترتيب استيعابهم وفهم وإدراك ما ينطيه الفصل من معلومات .

قد حلولنا أيضاً أن نوضح أن فسيولوجيا النبات ليس فقط هذا العلم القصصى الأكاديمى ولكنه أيضاً علم له تطبيقاته الهامة لحياتنا اليومية ، فقد وضعنا الدارسين على أبواب هذا الحقل لترتهم ونوضح لهم كيف أن هذا العلم مثير وحيوى .

قد جفطنا أسلوب كتابتنا بقدر الإمكان واضحا ومستقيما بحيث إن قراءنا سوف يشعرون بالاستمتاع معنا فى هذا الحقل . ونحن أسعد حظاً فى معلونة ومزاملة وإشتراك المصورة العلمية الموهوبة كريس مارى فان ديك التى منحت رسوماتها الحياة للكلمات والجمل لفسيولوجيا النبات .

وكننا سعداء الحظ أيضاً فى الحصول على مساعدات المراجعين الآتية أسماؤهم : جون باربر - جامعة ثيولان ؛ نورمان ميتشل - جامعة لومالندا - لاسيرا كامبوز ؛ روبرت نيل - جامعة تكساس فى أرلينجتون ؛ جيرى مك كلور - جامعة ميامى فى اكسفورد ؛ ميشيل ستروس - جامعة نورث إسترن ؛ دون ميلس - جامعة ميسورى فى كلومبيا ؛ موراي ي. دويزن - جامعة نورث داكوتا الحكومية . فى حقل متسع مثل حقلنا هذا ولصقل الأبحاث اليومية ، لا يستطيع إنسان أن يكون خبيراً بكل المساحات والمواضيع إلا أن مراجعينا جعلونا مطلعين أمينين مدققين . ونحن نمنحهم هذه الشهادة إلا أننا أيضاً نستبعدهم من أى تقصير قد يكون فى هذا الكتاب . العديد من الناس قد ساعدونا ، وإذا لم نذكرهم فلا معنى هذا سوى ضيق المساحة . إليهم جميعاً نقدم عظيم شكرنا .

لإعداد هذا الكتاب فنحن نرغب فى شكر جين - فرنسوس فيليان (الناشر البيولوجى) التى حثتنا عند اللزوم والتى شجعتنا عندما احتجنا لذلك . ونحن نرغب بصفة خاصة شكر روين ستورم فان ليوين مديرة الإنتاج على جدها العظيم ومهارتها فى النشر .

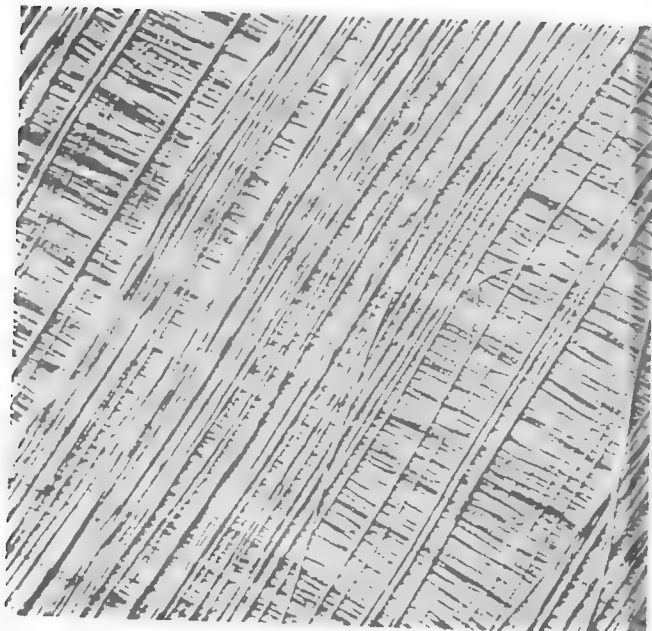
روبرت م. ديفلين
فرانسيى ه. ويدام

الفصل الأول



الخلايا النباتية : التركيب والوظيفة

Plant Cells: Structure and function



صورة إلكترونية دقيقة للجدار الخلوي للفالونيا *Valonia macrophysa*. تين تظم الألياف السيلولوزية.

مهداة من K. Mühsthaler, Institut für Zellbiologie, Zurich.



تعتبر الخلية الوحدة التركيبية والوظيفية الأساسية للحياة ، ويعتبر هذا المفهوم جزء من نظرية الخلية التي اقترحها عالم النبات ماثياس شليدن Matthias Schleiden وعالم الحيوان تيودور شوان Theodor Schwann خلال مطلع القرن التاسع عشر ، وقبل ظهور نظرية دارون Darwin عن التطور والنشوء (evolution) بحوالى العشرين عاماً . تعتبر تلك النظريتان « نظرية الخلية ونظرية التطور والنشوء » هما الركيزة الأساسية للعلوم البيولوجية الحديثة .

في النباتات والحيوانات وحيدة الخلية تعتبر الخلية كائن حي كامل ، ولكن في صور الكائنات الراقية عديدة الخلايا (multicellular organisms) فإنه يوجد تجمع لعدد كبير من الخلايا المختلفة والتي تنظم بكل دقة النمو growth والإتماتية التطورية development (التغير التشكلي morphogenesis) | خلال تفاعلاتها الكيميائية وتخصصاتها الوظيفية . ليس من المدهش أن حجم وشكل النبات يتحدد أساساً بعدد ومورفولوجية وترتيب الخلايا النباتية ، وليس من المدهش حقاً وجود علاقة بين البنية الخلوية والوظيفة الخلوية . فعلى سبيل المثال فإن الأنسجة الموصلة conductive tissues للنبات تتكون من خلايا معدة تركيبياً للنقل السريع للماء والمغذيات .

وبالرغم من تعدد النواتج التخصصية والوظيفية للخلايا إلا أن الخلايا متشابهة إلى حد كبير في احتوائها للعديد من الضروب الكيميائية والتركيبية المتشابهة مثل تلك التي توجد في الغشاء البلازمي (Plasmalemma) وفي وجود الأحماض النووية (حمض دى أوكسى ريبونيوكلريك deoxyribonucleic acid (DNA) وحمض الريبونيوكلريك (RNA) ribonucleic acid) والتي تعمل كمكونات أساسية في ميكانيكية نقل المعلومات في جميع الخلايا ، لذلك فالكائنات الأولية ذات الخلايا غير المحتوية على أنوية محددة (Prokaryotes) وكذلك الكائنات ذات الخلايا المحتوية على أنوية محددة (Eukaryotes) عادة ما تشترك في الكثير من الخصائص العامة ، وحتى تلك الكائنات التي تظهر استثناءاً لنظرية الخلية مثل تلك المتعددة الأنوية Coenocytic (multinucleate) في الطحالب والفطريات التي تحتوى على أنوية وميتوكوندريا وبلاستيدات وتركيبات غشائية أخرى ، ووظائف الحياة في هذا النوع من الكائنات المتعددة الأنوية لا تختلف عن الكائنات الأخرى فهي غالباً ما تبدو للفاحص العالم متشابهة في وظائفها الخلوية مع جميع النباتات الأخرى .

ولذلك فإن فهم فسيولوجيا النبات يتوقف على فهم الأساس التركيبى والوظيفى للوحدة الحية « الخلية » ، ولذلك فيجب فحص الملامح التركيبية للخلية النباتية المغطاة ،

ويجب أن ننوه هنا أن الميكروسكوب الإلكتروني قد ساعد في توضيح معالم هذه الوحدة التركيبية .

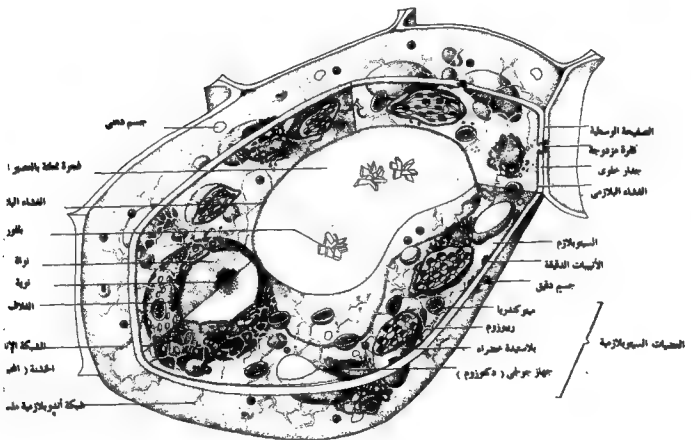
الخلية النباتية الصميمة « النقطية » "Typical" Plant Cell

لا وجود للخلية النباتية « النقطية » ، إلا أن تشابه الخلايا النباتية الحية يسمح لنا بتصور خلية تحتوي على عديد من التراكيب الموجودة في الخلايا الحية . لذلك فإن تركيب الخلية الحية كما هو مبين في شكل (١ - ١) يتميز بوجود جدار خلوي Cell wall يحيط بمساحة داخلية تحتوي على البروتوبلازم Protoplasm والذي يحتوي على السيتوبلازم Cytoplasm والنواة nucleus ونحن نطلق على تلك المكونات البروتوبلازمية بالبروتوبلاست Protoplast ، وعادة ما يقوم العلماء بفصل البروتوبلاست عن الجدر الخلوية واستعماله في الدراسات الفسيولوجية والكيميوحيوية .

يحاط السيتوبلازم بغشاء يعرف بالغشاء البلازمي Plasmalemma ، كما تحاط النواة بغشاء معقد يعرف بالغلاف النووي nuclear envelope ، ويوجد داخل السيتوبلازم العضيات السيتوبلازمية cytoplasmic organelles التي تتضمن الميتوكوندريا mitochondria والبلاستيدات plastids والريبوزومات ribosomes والأنبيات الدقيقة microtubules والجسيمات الدقيقة microbodies (سوف نعرف ونفرق بين هذه المصطلحات فيما بعد في هذا الفصل) . كما يوجد داخل السيتوبلازم أيضاً تركيبات غشائية تعرف بالشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum وجهاز جولجي Golgi apparatus الذي يجاور في العادة النواة ، والعضيات السيتوبلازمية والأغشية توجد في المادة الأساسية للسيتوبلازم ground substance وهي الوسط الغروي غير المتميز الذي يتكون من العديد من المواد البيوكيميائية (أنظر ملحق أ) .

على الرغم من وجود مواد ذائبة كثيرة في البروتوبلازم ، إلا أن البروتوبلازم ذو طبيعة غروية ، ويتميز بخصائص النظم الغروية . وترجع هذه الطبيعة الغروية للبروتوبلازم بالدرجة الأولى لوجود البروتينات . والسطوح المساحية غير المحدودة التي تقدمها البروتينات المنتشرة في البروتوبلازم تساعد على وجود الظروف الضرورية للإدمصاص adsorption والحركة الكيميائية ومن ثم التفاعلات اللازمة للحياة ، وعلى ذلك يعتبر النظام الغروي أساسى لمظاهر المادة الحية . (أنظر ملحق أ الذي يوجز شرحاً للغرويات وخصائصها) .

الفجوات vacuoles : هى عبارة عن مساحة محاطة بغشاء مملوءة بسائل مائى أى العصير الخلوى Cell sap . توجد الفجوات العصارية مبعثرة فى السيتوبلازم فى الخلايا النباتية الحديثة السن ، بينما فى الخلايا البالغة فإن الفجوة تتميز بكون حجمها ووجودها فى مركز الخلية ومحتوياتها محاطة بغشاء واحد هو الغشاء البلازمى الداخلى Tonoplast ويحتوى العصير الخلوى على مواد كيميائية ذائبة والتي تتضمن السكريات والأملاح والصبغات ونفايات نواتج عمليات التمثيل الغذائى « الأيض » وحتى اللؤلؤات .



شكل ١ - ١ : التركيب المخطط الكامل للخلية النباتية .

جدار الخلية Cell Wall

بصرف النظر عن وجود بعض الاستثناءات البسيطة ، فإن الكائنات تحتاج إلى دعائم ميكانيكية من بعض المركبات لكي تستمر في شكلها المحدد . فالضغط المائي

المتولد في خلايا النباتات والحيوانات لا يكون كافى دائماً لكي يحتفظ الكائن باستقامة تركيبه المترابط ، والدعمامة في عالم الحيوان إما أن تتكون من الهيكل الخارجى exoskeleton والذي يضم بداخله خلايا أخرى محصورة في هذا الهيكل أو تتكون تلك الدعامة داخلياً « هيكل داخلى endoskeleton » حيث تلتصق به خلايا أخرى خارجياً .
 بينما في النبات فإن كل خلية بذاتها تحاط بتركيب صلب هو جدار الخلية Cell Wall . وكما سنشرح بالتفصيل فيما بعد فإن صلابة جدار الخلية بالإضافة إلى ضغط الماء في فجوة الخلية النباتية هما المسؤولان عن ضغوط الامتلاء Turgor Pressures التى تبرز وتساعد في الدعامة الميكانيكية للكائن الكامل .

بالإضافة إلى تقديم الدعامة الميكانيكية فإن للجدار الخلوى وظائف أخرى هامة والتي تعتبر جزء من ديناميكية التفاعل بين البيئة الخارجية والبروتوبلاست . على سبيل المثال فالجدر الخلوى تشترك في إمتصاص وإنتقال الماء والمعادن وفي الإفراز Secretions وفى نشاط إنزيمى معين ، كما يعتقد علماء أمراض النبات أيضاً أن الجدر الخلوى ومكوناتها تلعب دوراً هاماً في مقاومة المرض بمنع إختراق ما يكون طفيفاً .

ويقوم البروتوبلاست الحى بإنتاج وتعضيد الجدار الخلوى ، وبالطبع فإنه توجد خلايا لا يستمر فيها البروتوبلاست طويلاً تلك المتخصصة في وظائف التوصيل والتدعيم مثل الخشب Xylem كالتقصيات Tracheids والتي لا تحتوى على بروتوبلاست وتتكون من جدار ثانوى سميك والذي يصبح متخصصاً بدرجة كبيرة من خلال عملية التكشف . وينتج البروتوبلاست مكونات الجدار الخلوى ويرسبها ملاصقة للسطح الخارجى للغشاء البلازمى . والمركب الرئيسى للجدار الخلوى هو السيلولوز Cellulose وهو مادة كربوهيدراتية عديدة السكر Polysaccharide يتكون من عدة آلاف من جزيئات السكر . وتشكل المواد البكتينية والهيميسيلولوز واللجنين والسوبرين والبروتينات بما فيها الإنزيمات المكونات الأخرى الرئيسة للجدر الخلوى . وسوف نتناول الطبيعة الكيميائية لتلك المكونات الرئيسة لجدار الخلية في فصل آخر .

تكوين الجدار الخلوى Cell Wall Formation

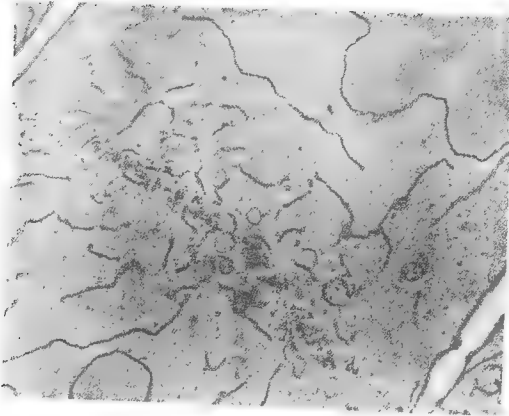
الصفحة الوسطى Middle lamella :

يبدأ تكوين الجدار الخلوى في الطور النهائى Telophase للإنقسام الغير مباشر « الميتوزى mitosis » كما هو واضح في شكل ١ - ٢ ، حيث تهاجر الأنبيبات الدقيقة microtubules التى توجد في السيتوبلازم في إتجاه المنطقة الإستوائية equatorial region

للخلية وهذه الأنبيبات الدقيقة تمثل جزءاً من نظام أو تجمع للليفات fibrils يسمى الفرجموبلاست Phragmoplast والذي يتكون بين النواتين البنويتين daughter nuclei وفي الأطوار المبكرة من الإنقسام أى في مرحلة إنقسام السيتوبلازم Cytokinesis تتكون قطرات droplets أو حويصلات Vesicles ، تنج هذه الحويصلات إلى الخط الإستوائى للخلية الأم على طول الفرجموبلاست وتلتحم مع بعض لتكوين الصفيحة الخلوية Cell Plate (أنظر شكل ١ - ٣) . والحويصلات التى تنتج من أجسام جولجى يحتل أد تحتوى على مواد بكتيدية وهذه الحويصلات تشارك فى تكوين أولى الطبقات وهى الصفيحة الوسطية والتى تلتصق الخلايا مع بعضها . خلال مراحل التكوين المبكر فإن هذه المادة البكتيدية تشبه الهلام Jellylike لاحتوائها على نسبة عالية من حمض البكتيك والذي يحتوى جزيئه على مايقرب من المائة أو أقل من جزيئات حمض الجلاكورونيك α -D galacturonic acid (أنظر الفصل الحادى عشر) . والمواد الأخرى التى توجد فى الصفيحة الوسطية هى أملاح غير ذائبة لحمض البكتيك ألا وهى بكتات الكلسيوم والمغنسيوم بالإضافة إلى كميات ضئيلة من البروتوبكتينات Protopectins .



شكل ١ - ٢ : صورة إلكترونية دقيقة لقطاع يمر بمماس عرضى لجدار خلية لحاء جذرية ، لاحظ الأنبيبات الدقيقة الضئيلة فى السيتوبلازم والموازبة للجدار العرضى مكبرة $\times 31000$
 من : Biophoto Associates/ Dr. Myron C. Lodhote/ Brookhaven National Laboratory



شكل ١ - ٣ : صورة إلكترونية دقيقة تين المرحلة الأولى لتكوين الصفيحة المخطوبة في الطور النهائي لانقسام خلية قبة جنر البصل . تطور الصفيحة المخطوبة يمتد بانحاء من أسفل اليمين إلى أعلى اليسار . الشبكة الإندوبلازمية موجودة على جانبي الصفيحة الوسطى المخطوبة (المكبر $\times 9600$) .

عن K. Porter and R. Machado 1960. Biophys. Biochem. Cytol. 7: 167.

وجزىء البكتينات الذى يوجد بصفة أساسية فى الصفيحة الوسطية والجدر الابتدائية يحتوى على ٢٠٠ جزىء أو أكثر من مشتقات حمض الجلأكترونيك والذى فيه تتأسر (esterified) مجموعات الكربوكسيل على ذرة C_6 بمجموعات الميثيل (أنظر الفصل الحادى عشر) أما البروتوبكتينات والتى توجد فى الغالب فى الجدر الابتدائى تشبه البكتين ولكنها ذات أوزان جزيئية أكبر من البكتينات . وترجع صلابة (Hardening) الصفيحة الوسطى فى المراحل المتأخرة من تكوين الجدر الخلوى لوجود أملاح الكالسيوم والمغنسيوم لحمض البكتيك وكذلك عديدات التسكر المتضخمة كالكسليولوز وفى بعض الأحيان اللجنين . خاصية ليونة النأر الناضجة تكون مصحوبة بزيادة فى ذوبانية المركبات البكتينية للصفيحة الوسطى . ومن المحتمل أن تفقد تلك المركبات خاصية ترابطها والذى يرجع إلى تلك التفاعلات التى تشترك فيها إنزيمات تحلل البكتينات

Pectolytic enzymes والتي تزداد في نشاطها كلما تقدمت الثمار في النضج .

الجدار الأولي Primary Wall : بمجرد تكوين الصفيحة الوسطى تزداد الخلية في الحجم وتستطيل ويصحب هذه الاستطالة ويتمها تشرب الصفيحة الوسطى بثلاث أنواع من المركبات هي (١) السليولوز (٢) والهيميسليوليزات hemicelluloses والتي تتضمن صنوف من عديدات السكر مثل الزيانات xylans والأربينات arabans والجلكتينات glactans (٣) والجليكوبروتينات glycoproteins المحتوية على كربوهيدرات وبروتينات ومركبات أخرى . وينتج عن هذا الترسيب طبقة رقيقة سمكها من ١ إلى ٣ ميكرون ، ويطلق على هذه الطبقة التي تقع على السطح الداخلي للصفيحة الوسطى والسطح الخارجى للغشاء البلازمى بالجدار الابتدائى « الأولى » . ومن الجدير بالذكر أن الصفيحة الوسطى تقع دائماً بين الجدر الأولية للخلايا المتلاصقة . ومن الجدير بالذكر أيضاً أن العديد من الخلايا في النباتات تحتوى فقط على جدر ابتدائية ولا تحتاج تلك الجدر إلى الذهاب أكثر في تطور جدرها إنمائياً ، فالخلايا المرستيمية وخلايا البشرة epidermal cells والخلايا المشتركة في التمثيل الغذائى من النوع ذو الجدر الابتدائية فقط .

تتميز إستطالة الخلية أساسا بالمطاطية الإنبساطية (Stretching) للجدار الإبتدائى ، ويوجد نوعان من هذه المطاطية . النوع الأول يأخذ طريقه خلال أو بعد تكوين الجدار مباشرة . وهذا النوع قابل للإنعكاس reversible [كما هو الحال فى شريط (حزام) المطاط rubber band] وتتميز باحفاظة على إستمرارية الروابط الفرعية العرضية (cross-linkage) بين مكونات جدار الخلية . وهذه المطاطية الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على تلك الخواص المطاطية elastic للجدار . أما النوع الثانى من الانبساط الجدارى فهو غير قابل للانعكاس ويتميز بإعادة تكوين reformation الجدار أو تكسر الروابط بين مكونات الجدار وتؤدى هذه العملية إلى عدم قابلية الجدار للاستطالة . وهذا النوع الثانى من المرونة غير القابلة للانعكاس بسبب إحلال وإزاحة مكونات الجدار الأصلية وتشرب كميات إضافية من السليولوز ومركبات أخرى إلى فراغ الجدار Wall Space والتي تحدث نتيجة إعادة تركيب وترتيب الروابط العرضية بعد تناقص المطاطية . والمرونة غير الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على خواص الجدار البلاستيكي plastic المرتبط بإعادة تكوين الجدار wall reformation . تضاف مواد جديدة أثناء أو بعد انبساط الجدار وذلك من خلال عمليتين الأولى وتسمى عملية الإغمد الداخلى intussusception وهى دخول المواد الكيميائية الناتجة من السيتوبلازم

مباشرة في فراغات الجدار والثانية وتعرف بالتراكب apposition وهي تكوين طبقات جديدة على طبقات الجدار السابقة .

وبتحليل الجدار الأولي لخلايا غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile بواسطة يشوب Bishop وبالي Bayley وستيرفيلد Setterfield (7) فقد وجدوا أن الهيميسيلولوزات توجد بتركيزات عالية بالمقارنة بالمواد البكتيدية . وبالمثل أوضح كل من راى Ray (29) وألبرشم Albersheim (1,2) وجود تركيزات منخفضة من المواد البكتيدية في الجدار الأولي . توضح هذه المعلومات أن الهيميسيلولوزات والمواد الأخرى المكونة للجدار الأولي تلعب دوراً أساسياً هاماً في المراحل الأولى لنمو الخلية عما كان معتقداً من قبل . وفي الحقيقة فالهيميسيلولوز من نوع زيلوجلوكان Xyloglucan يظهر أنه يعمل كرابطة فرعية عرضية cross-link في تركيب جدار الخلية ، والزيلوجلوكان عبارة عن أيدروجين مرتبط بالسيلولوز ويرتبط أيضاً بالمواد البكتيدية المبلعمة polymers (4,20) - أى المواد البكتيدية المتجمعة والمرتبطة من جزيئات بسيطة وكثيرة العدد ، ويشك حالياً في أمر هذه الرابطة الأخيرة .

في دراسة لمكونات الجدار الخلوي لقسم جذور البصل وجد جينسن Jensen (19) أنه على الرغم من التركيز العالى للمواد البكتيدية والهيميسيلولوزات في الجدار الأولي لخلايا الحزم الوعائية الأولية فإن تلك المكونات السابقة منخفضة في خلايا جدر خلايا القشرة Cortex ومنشآت البشرة Protoderm . ومع أن المكونات العامة للجدار الخلوي توجد في كل جدار أولي ، إلا أن التركيز النسبي يظهر أنه يختلف باختلاف نوعية الخلايا . ويحتوى الجدار الخلوي على كمية مرتفعة من البروتين التركيبى الذى يتميز بأنه غنى بالحمضين الأميين البرولين Proline والهيدروكسى برولين hydroxyproline .

الخيوط البلازمية (البلازموذيماتا) وحقول النقر Plasmodesmata and Pit Field :

الخيوط البلازمية (مفردها : Plasmodesma) هي خيوط Strands سيتوبلازمية في خط إستواء الخلية المتضلبة حول خيوط الشبكة الأندوبلازمية خلال تكوين الصفيحة الخلوية . وهذه الخيوط التى تخترق الجدر الخلوية ، يعتقد أنها تعمل كطرف موصلة في غاية الأهمية - للماء والمواد الأخرى عبر الخلايا . والخيوط البلازمية ربما توجد متجمعة في جزء من الجدار تعرف بحقول النقر الأولية Primary Pit fields وهى مساحات رقيقة في جدار الخلية . والنقر تقابل بعضها البعض في الجدر الابتدائية للخلايا المتجاورة والتى تعرف بالنقر الزوجية pit pairs (أنظر شكل ١ - ٥) وبين الصفائح الوسطية

تكون جميعها ما يطلق عليه اسم الغشاء النقرى *pit membrane* . وفي تلك الخلايا التي لها جدار ثانوى فإن النقر إما أن تكون بسيطة أو ذات حافة (محفوفة *bordered pits*)^(١) والفرق بينهما أن الجدار الثانوى عندما يتكون بعض الشيء فوق فجوة النقرة *pit cavity* ، فهو يعطى مظهر السطح المقعر عند النظر إليها رأسياً . أما النقر البسيطة غير مغمورة بأى زوائد إنمائية للجدار الثانوى .

الجدار الثانوى *Secondary Wall* : بمجرد تكوين الجدار الأولى فى الخلايا البارانشيمية *parenchymatous cells* تتوقف الخلية عن الاستطالة وعن ترسيب مواد الجدار ، بينما فى خلايا أخرى مثل القصيبات *Tracheids* والألياف *fibers* النامية فإن الجدار يستمر فى تغليظه *Thicken* بعد توقف إستطالة الخلايا ، وذلك بترسيب طبقات من السيلولوز واللجنين وذلك لتكوين الجدار الثانوى . ويتراوح سمك الجدار الثانوى ما بين ٥ إلى ١٠ ميكرون وبهناية ترسيب الجدار الثانوى يفقد الجدار الكثير من مرونته ويصبح فى النهاية غير مطاط بالكامل ، ولعلنا قد أدر كنا الآن توقف إستطالة الخلية مع تكوين الجدار الثانوى ، والأكثر من ذلك فقد يؤدى تغلظ الجدار الثانوى إلى امتلاء معظم حجم الخلية ويسبب موت وتحلل البروتوبلازم ، ويؤدى موت السيتوبلازم إلى تكوين قنوات *Lumen* (أو فجوات *cavity*) تلك التركيب المميز لخلايا الألياف الدعامية وقصيبات الخشب .

كثير من الجدر الثانوية تحتوى على اللجنين تلك المادة اللاكربوهيدراتية المتبلمرة المشتقة من مركبات الفينيل بروبان *Phenyl Propane Compounds* مثل الكنفيريل *Coniferyl* ، والكوميريل *P-Coumaryl* وكحولات السيناييل *Sinapyl alcohols* ، وهذه المركبات الكحولية توجد فى الجدار مع الهيميسيلولوزات ومركبات أخرى التى ترتبط عرضياً بالسيلولوز . يحتل اللجنين المركز الثانى من حيث السيادة بعد السيلولوز بين مركبات النبات كله ، حيث يكون من أكثر المركبات الكيميائية وجوداً فى الجدر الثانوية ، وترجع أهميته أنه يضيف ويهيد من صلابة التراكيب التى يكونها . إلا أنه فى بعض النباتات يغلب ترسيب السيلولوز النقى فى طبقات الجدار الثانوى ، والمثال المعروف لذلك هو ألياف القطن والتى يكون السيلولوز النقى فيها أكثر من ٩٠٪ من وزن الجدار الجاف . بعض جدر الخلايا النباتية قد تغطى بالأديم (كيوتين *Cutin*) أو قد تتشبع بالسوبرين *Suberin* أو الشموع *Waxes* وهذه المواد تحمى الخلية من الفقد

(١) قد تعرف هرباً أيضاً بالنقر المحفوفة .

المفرط للماء . وبالتأكيد يعتبر الأديم المتكون على أسطح الأوراق والسيقان ذا أهمية عظمى في هذا الشأن .

السليلوز ومكونات الجدار الأخرى

Cellulose and Other Cell Wall Components

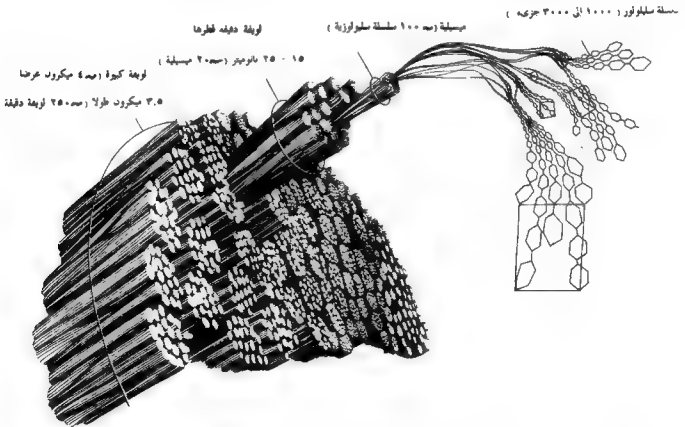
السليلوز مادة عديدة التسكر يتكون جزيعة من جزيئات متكررة من السكر السداسى بيتا جلوكوز البينى β -D-glucose (أنظر الفصل الحادى عشر) . والتدرج الهرمى لتنظيم ترتيب السليلوز في جدار الخلية ، والذي يتركز على زيادة التنظيم الترتيبى ، والذي يبدأ بسلسلة بسيطة من السليلوز والتي تستمر لتكوين الميسيل micelle ، ثم اللويغات الدقيقة microfibril ، ثم اللويغات الكبيرة macrofibril (أنظر شكل ١ - ٤) . يعتقد أن سلسلة السليلوز تتكون من ألف إلى ثلاث آلاف من جزيئات السليلوز مع ارتباط كل جزيء مع الذى يليه برابطة بيتا ١ - ٤ (β -1,4 linkage) . أنظر الفصل الحادى عشر . وسلاسل السليلوز تكون تراكيب بللورية Crystalline Structures تسمى الميسيلات micelles . وكل ميسيلية تتكون من ١٠٠ سلسلة من السليلوز مرتبة في صورة شبكية التركيب latticelike ، وتعتبر الميسيلية هي أصغر وحدة تركيبية للجدار الخلوى ، والمستوى الثانى في التنظيم هو اللويغات الدقيقة والتي تحتوى على حوالى عشرين ميسيلية - وقطر اللويغة الدقيقة حوالى ١٥ إلى ٢٥ نانومتر nanometers - وتتكون كل لويغة دقيقة من حوالى ٢٠٠٠ سلسلة سيلولوزية ، وكل تجمع لحوالى ٢٥٠ لويغة دقيقة تنتظم لتكون اللويغة الكبيرة macrofibril ، وتلك اللويغات الكبيرة تشبه نسيج الحبل woven rope كل لويغة منها عرضها ٤ ميكرون وطولها ٣,٥ ميكرون ، وتعد الجدار الخلوى بالعم « القوة » الوافر .

إزالة المواد الغير سيلولوزية من الجدار الخلوى يؤدى إلى تغير طفيف جداً في شكل الخلية وفي معظم الخصائص الميكانيكية للجدار مما يدل على أن المركبات اللاسيلولوزية تكون مبعثرة خلال الإطار السيلولوزى (أى مواد مائعة لهذا الإطار) . وكل ليفة من القطن التى تُرى بالعين المجردة ربما تحتوى على حوالى ١٥٠٠ لويغة دقيقة وحوالى ٨١٠ × ٧,٥ سلسلة سيلولوزية جزيئية .

نتيجة للدراسات التى أجريت في معمل البرشيم Albersheim (3,4,20) على مكونات

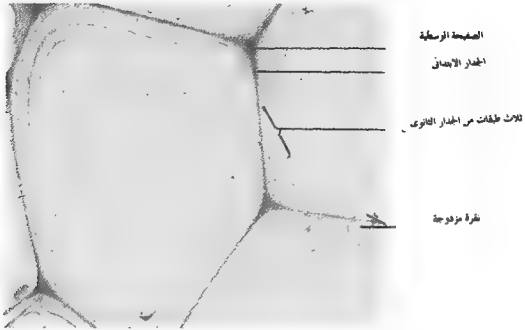
الجدار الأول لمزرعة معلقات خلايا نبات الشنار الأمريكي Sycamore^(١) فقد حصل علماء النبات على أول نموذج « موديل model » لترتيب مكونات الجدار الخلوي وميكانيكية الانسباط الخلوي (Cellular extention) . ويعتقد أن الزيلوجلوكانات Xyloglucans ذات رابطة تشابكية cross-linkage غير متكافئة خلال الروابط الهيدروجينية لميسيلات السيلولوز - ويبدو أن ذلك هام للغاية في الاستطالة الانسباطية بواسطة تفكك الجدار الخلوي ، وكما ذكر من قبل فإن تفكك الجدار الخلوي ينتج من كسر تلك الروابط التشابكية بين الزيلوجلوكانات وميسيلات السيلولوز . ربما تضمنت دراسة الموديل أيضاً ما يساعد على تفهم تركيب الجدار الخلوي .

يمكننا تمييز ثلاث طبقات في الجدار الثانوي ، كل منها له تنظيم دقيق مختلف للوفيات دقيقة . على سبيل المثال في جدر قصيات الموز (أنظر شكل ٥ - ١) يمكننا تمييز خمس طبقات : الصفيحة الوسطية ، الجدار الابتدائي الرقيق ، وثلاث طبقات للجدار



شكل ١ - ٤ : تنظيم سلاسل السيلولوز الجزئي إلى اللوفيات الكبيرة واللوفيات الدقيقة والميسيلات .

(١) إند يعرف عربياً أيضاً باسم شجرة الألب Plane-Tree واسم الجنس العلمي Platanus وهو ينتمي العائلة Platanaceae والاسم الإنجليزي السيكامور Sycamore خطأ لأن المقصود بهذا الاسم هو الجميز - وينتج من عشب الأفيجار القشرة المعروفة باسم قشرة السيكامور وكلمة Plane تنى فارة الجار .



شكل ١ - ٥ : صورة إلكترونية دقيقة لخلية من عمود وعافى (قصبة) جنر الموز .

مهداة من :

W.C. Mueller, University of Rhode Island.

الثانوى . وأيضا نقر زوجية pit pairs . وعلى ذلك يمكن حساب تسع طبقات من الجدر تفصل بين خليتين متجاورتين من خلايا القصبيات (١ صفيحة وسطية + ٢ جدار ابتدائى + ٦ جدر ثانوية للخليتين) .

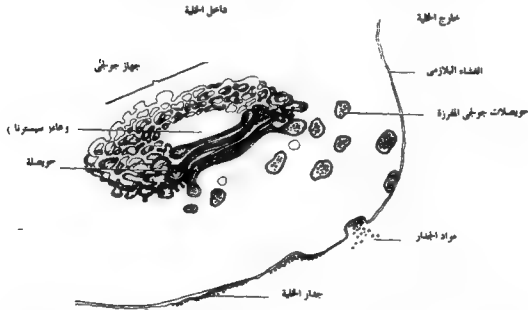
تشكيل الجدار Wall Synthesis

يتم بناء الجدار الخلوى عن طريق المواد التى ينتجها السيتوبلازم وتنقل خلال الغشاء البلازمى (البلازما لما) إلى المناطق الجدارية . وقد أوضح رامسى وبرلين Ramsey and Berlin (28) باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني أن مكونات الجدار تخترق البلازما بعملية مشابهة لعكس خطوات الينوسيتوزس^(١) Pinocytosis . وبروتينات الجدار الخلوى التى تتمثل على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة وكذلك عديدات تسكر الجدر الخلوية والهميسليولوزات والمركبات البكتيدية تلك التى تنتجها أجهزة جولجى ويبدو أن هذه المكونات تندمج فى حويصلات vesicles تتبرعم من أجهزة جولجى أو على الشبكة الإندوبلازمية ثم تخترق الأغشية البلازمية بطريقة تسمح لتلك المكونات أن تنتشر

(١) Pinocytosis هو امتصاص للمواد السائلة بواسطة الخلايا الحية

على السطح الخارجى لمنطقة الجدار (شكل ١ - ٦) .

وقد أشار كثير من الباحثين أن سليولوز اللويقات الدقيقة يترسب في نظام متوازى خاصة في المراحل الأخيرة من تكوين الجدار ، كما أوضح لدبتروبوتر (22) and Porter من نتائج أبحاثهما الأولى على خلايا لحاء الجذر (أنظر شكل ١ - ٢) أن القصيبات تتلاصق بشدة على السطح البينى بين الجدار الخلوى والسيتوبلازم وتكون موجهة بطريقة موازية للويقات السليولوزية الدقيقة الموجودة في الجدار الخلوى . موضع الأنابيب الدقيقة على السطح البينى « للسيتوبلازم - الجدارى » وتوازى إتجاهها مع الليفات السليولوزية الدقيقة في الجدار الخلوى يدل على أن تلك الأنابيب الدقيقة تلعب دوراً مباشراً في توجيه تلك اللويقات السليولوزية الدقيقة في جدار الخلية .



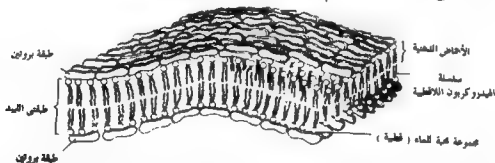
شكل ١ - ٦ : الحويصلات التى تنزع من جهاز جولجى وتخرج بالأغشية البلازمية ثم تطلق المواد بعد ذلك إلى منطقة الجدار .

الأغشية Membranes

لا بد أن نشير إلى الحقيقة أن معظم الأنشطة الخلوية تعتمد على تنظيم مختلف المكونات الكيماوية داخل الأغشية المرتبطة أو أغشية العضيات الخلوية وكذلك الشبكة الإندوبلازمية ، وقد استعمل الميكروسكوب الإلكتروني في فحص تركيب الأغشية الخلوية .

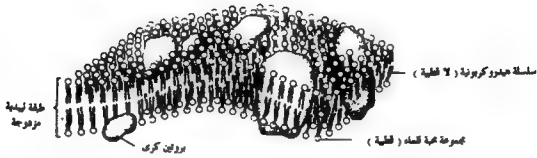
كان كل من دافسون ودانييل (Davson and Danielle (11,12) أول من أوضح نموذج

(موديل) - تلك « ذا طبقتي الجزئية لبييدية المصاحبة للبروتين « Bimolecular Lipid Layer Associated With Protein (شكل ١ - ٧) . وقد استخلص هذان العالمان وجود خواص التوتر السطحي Surface Tension والنفاذية Permeability وأن تركيب الأغشية تحتوي على كمية كبيرة من الليبيدات التي تسمح بمرور المواد اللاتقطبية nonpolar أو المركبات التي لا تحمل شحنات على سطوحها . ودلت ملاحظاتها أيضاً أن طبقة البروتين توجد على كلا سطحي الغشاء بغرض نقل المواد القطبية أو ذات الشحنة السطحية أو المواد الأخرى التي تحتوي جزيئاتها على أجزاء قطبية وأخرى غير قطبية ، هذا « الموديل » يصور وجود طبقة مزدوجة من الليبيد محصورتين (سنلوتش Sandwiched) بين طبقتين من البروتين . توجد ملاحظات مؤكدة (تعتمد على الحفر التجمدي freeze-etching والنفاذية والتغيرات التركيبية للأغشية) على أن « موديل الغشاء السنلوتشي » "Sandwich model" لدافسون ودانيل لا يوجد في جميع التراكيب الغشائية . وعلى الرغم من أن هذا « الموديل » « للوحدة الغشائية » "unit membrane" لا يوضح ديناميكية التغيرات في نفاذية الأغشية ، إلا أنه يمدنا بقواعد وأسس العديد من التجارب التي تقودنا إلى فهم تركيب وديناميكية الغشاء .



شكل ١ - ٧ : « موديل » للوحدة الغشائية ذات الطبقتين لدانيل ودافسون يوضح طبقتي الدهن بين طبقة من البروتين الجزئية على كلا السطحين ، لاحظ مصاحبة النهايات القطبية من الليف إلى كل سطح من البروتين ، والنهايات اللاتقطبية الأثيروكربونية من تركيب الليف تنحني الداخل والمركز .

يوضح شكل ١ - ٨ النموذج الأكثر قبولاً اليوم للغشاء (أى الموديل المبرقش السائل The fluid mosaic model) والمكونات البروتينية ربما تتركب إنزيميا وربما تختلف جوهرياً من عضو خلوي لآخر . ولما كان من المؤكد أن الغشاء ذا طبيعة فسفوليبيدية بروتينية فإنه يمكننا بناء غشاء صناعي من بروتينات وليبيدات معروفة . تلك النموذج « الموديل » المبرقش السائل يدخل في الحسبان تلك الخواص الديناميكية للأغشية وعلى الأخص إنتقال المواد الكارهة للماء (hydrophobic (water-fearing) والمحبة للماء (hydrophilic (water-loving) ، كما يعطي وجود المكونات الإنزيمية في الغشاء والتغيرات في النفاذية ، ويحتوي الغشاء على طبقتين double layer, or bilayer هما الفسفوليبيدات



شكل ٨ - ١ : « الموديل » المرقش السائل the fluid mosaic model والكريات الصغيرة والأعمدة الرأسية تمثل الفسفوليبيدات، وتنتشر الأجسام البروتينية الكبيرة على سطح الغشاء وفي داخله ، وكذلك تنتشر المواد الكربوهيدراتية والمواد الأخرى في وسط الفسفوليبيدات

بذيوها الهيدروكربونية الكارهة للماء المتجهة للداخل ، والبروتينات الكرية globular proteins والتي تنتشر داخل الفسفوليبيدات والتي تشبه كريات البنج بونج Ping-Pong balls المختلفة الأوزان داخل بركة موحلة من سائل لزج Puddle of viscous fluid . والمركبات البروتينية ربما تكون تركيبة أو إنزيمية وربما تختلف جوهريا في النوع والكمية من عضو خلوى أو من نظام غشائي إلى آخر أو من وجه غشائي إلى الوجه الآخر على نفس الغشاء .

وهذا الموديل يدخل في الحسبان الطبيعة الديناميكية للأغشية في أن كل من المكونات والمنطقة السطحية ربما تتغير كأنعكاس reflected للتغير في النفاذية والنشاط الإنزيمى على السطح الخلوى للكائن . وبالتالي فإن البروتينات والمكونات لا تكون مثبتة fixed ولكنها ربما تكون طافية « عائمة » float في وعلى الفسفوليبيد وبالتالي تكوين مرقش « موزيك » من المركبات . والبروتينات جميعها من تلك الأحجام التي يمكنها أن تدفن embedded في البيئة الليبيدية . والبروتينات ربما أيضاً أن تكون جزئياً كارهة للماء أو جزئياً محبة للماء . وفي إتجاه سطح الغشاء لابد أن نتوقع أن نجد نهايات من البروتين محبة للماء . وعندما يكون البروتين مصاحباً لطبقة ليبيدية ، لابد أن نتوقع تفاعلات كارهة للماء خاصة خلال وسط الغشاء .

هذا « الموديل » قد أوضح أيضاً وجود مكونات غشائية أخرى ، مثل مشتقات الكربوهيدرات والبروتينات ، فالكربوهيدرات الموجودة في أغشية الخلية النباتية ربما تكون لها أهمية عظيمة في مختلف عمليات النقل الخلوى السطحية اللازمة لدخول أو خروج مركبات معينة . وكما سنرى فيما بعد أن الأغشية ربما تحتوى على إنزيمات ، وحوامل carriers ، ومضخات بروتون Proton Pumps وبروتينات تركيبية ،

ومركبات طاقة عالية تلك التى تسهل لإخراج وتحرك العناصر والكيماويات إلى داخل وخارج الخلية النباتية .

ومما لا شك فيه أن كمية الدهن والبروتين والمكونات الأخرى للأغشية من المحتمل أن تتغير من لحظة إلى أخرى بالتغير النسبي لتلك المجموع المحبة والكارهة للماء ، لذلك فالأغشية « إختيارية النفاذية » « differentially permeable » أى أن تلك الأغشية تنظم خاصية مرور المواد المختلفة . وبالأزغم من إستخدام إصطلاح « شبه المنفذة » « semipermeable » لوصف خاصية النفاذية لتلك الأغشية ، إلا أن هذا الإصطلاح لا يصف بدقة تلك الخاصية للأغشية الحيوية ، « شبه المنفذة » يعنى أن الغشاء منفذ للعديد من المركبات دون أى إختيارية ، كما يعجز هذا الإصطلاح أيضاً عن التعبير عن حقيقة طبيعة ديناميكية الأغشية ، وعلى ذلك فقد إستعاض العلماء عن هذا الإصطلاح بالإصطلاح « إختيارية النفاذية » « differentially permeable » الواسع في وصف خاصية النفاذية للغشاء الحيوى ويصف كيفية تنظيم مرور المواد ذات الطبيعة المختلفة إلى داخل أو إلى خارج الخلية والعضيات الخلوية والفجوات بمعدلات مختلفة والتي تعتمد على النوبانية السببية لتلك المواد في الليبيد والبروتين المكونة لتلك الأغشية . توجد عوامل أخرى تؤثر على النفاذية إلا ان المجال هنا لا يتسع لشرحها .

ويعرف النقل « بالسلبى » « passive » عند مرور المواد خلال الأغشية دون الحاجة إلى الطاقة الناتجة من عمليات التحول الغذائى للخلايا ، فالانتشار diffusion ، والتبادل الأيونى ion exchange ، وتأثير جبس - دونان Gibbs-Donnan effect ، والتدفق الكلى mass flow جميعها يعتقد أنها صور من النقل السلبى (أو الإنتقال السلبى) .

بعض المواد ربما تتراكم في الخلية أو تهرب إلى البيئة الخارجية بما يعرف بالنقل النشط active transport ، هذا التحرك للمواد عبر الأغشية يحتاج إلى الطاقة الحيوية ووجود مستقبلات أو حوامل receptors or carriers ويؤدى ذلك عادة إلى تجمع المواد عكس تدرج منحدر التركيز ، ويُسمى نظام الحامل المحتاج للطاقة بالمضخات pumps والتي تناوها العلماء بالتوضيح مند فترة . وسوف نتناول الآن بالشرح النظم الغشائية وعضيات الخلايا النباتية على ضوء « موديل السائل المبرقش للأغشية » .

الغشاء البلازمى « البلازمالما » Plasmalemma

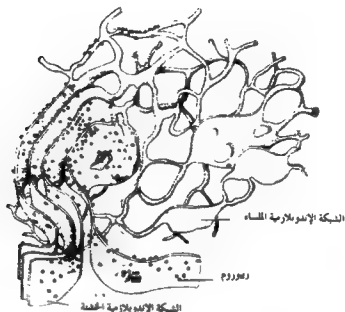
على الرغم من أن الجدار الخلوى يظهر كما لو كان يفصل الخلية عن الوسط الخارجى

إلا أن العديد من المواد تنتقل خلاله عن طريق المسام (pores) والبلازمودزماتا plasmodesmata أو ببساطة عن طريق الفعل التشرني للماء . ويتأخم هذا الجدار الخلوى غشاء رقيق مرن تركيبياً والمعروف بالغشاء السيتوبلازمى cytoplasmic membrane أو الغشاء البلازمى plasmalemma ، هذا الغشاء الذى يغلف السيتوبلازم ويكسو المكونات الخلوية . وبسبب التشابه بين الغشاء البلازمى والسيتوبلازم لذلك فيصعب علينا التمييز بينهما تحت الميكروسكوب الضوئى ، إلا أنه عند استخدام صبغات مناسبة فإنه يمكننا رؤية الغشاء البلازمى بوضوح باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني . والغشاء البلازمى يغلف المكونات الخلوية وينظم عبور المواد من وإلى الخلية .

الشبكة الإندوبلازمية Endoplasmic Reticulum

يتشابه سيتوبلازم الخلية بنظام غشائى مرتبط متقن يعرف « بالشبكة الإندوبلازمية endoplasmic reticulum (ER) » ، وتظهر الحويصلات كنظام من وحدة واحدة غشائية كفجوات محاطة وتختلف فى حجمها وشكلها وفى الغالب تعطى مظهر « الأنبيات الشبكية » « network of tubules » (أنظر شكل ١ - ٩) . فى بعض أجزاء السيتوبلازم تظهر الحويصلات كحافظات مفلطحة تعرف « بالسسترنات » (أى المستودعات أو الحويصلات) Cisternae (مفردها Cisterna) . وفى بعض الأحيان تمتلئ تلك الأوعية بالسائل . وبالرغم من محافظتها على مظهرها العام ، إلا أن الشبكة الإندوبلازمية ربما تتحول خلال الإثماء وأيضاً خلال نشاطات معينة للخلية ، وعلى سبيل المثال ، خلال النشاط التمثيلى الخلوى النشط ربما يصاحب العديد من الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية ، وعندما تلتصق الريبوزومات بالشبكة الإندوبلازمية فإنها تكون جزء من الشبكة يعرف بالشبكة الإندوبلازمية الخشنة rough endoplasmic reticulum وفى هذه المصاحبة فإن الريبوزومات تشترك مباشرة فى تمثيل الببتيدات العديدة « البوليببتيدات - أى تمثيل البروتينات » ، والتى تفرز إلى داخل توجيف الشبكة الإندوبلازمية “Lumen” ، والتى قد يُطلق عليها اسم « الفراغ الداخلى الحويصل للشبكة الإندوبلازمية » “intercisternal space of ER” . وفى تمثيل الجدار الخلوى فإن ببتيدات عديدة معينة يظهر أنها تنطلق من أسطح الريبوزومات وتتحرك إلى داخل تجميف الشبكة الإندوبلازمية ثم إلى أجهزة جولجى المصاحبة . وفى بعض الأحيان لا تصاحب الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية وعندئذ تسمى « بالشبكة الإندوبلازمية الملساء smooth endoplasmic reticulum » . تلعب تلك الشبكة الملساء دوراً أساسياً هاماً فى

تمثيل وتجميع « الجليكولييدات » « glycolipids » (أى المركبات التى تتكون من كحولات وأحماض دهنية وكربوهيدراتية) .



شكل ٩ - ٩ : تركيب الشبكة الإندوبلازمية .

وطبقاً للملاحظات العديدة فإن تجويف الشبكة الإندوبلازمية تتصل بالغلاف النووى وتمتد لتصل إلى سطح الخلية (35,38) . وفى الحقيقة فقد وجد البعض أن أغشية من هذا النظام موجودة فى الجدر الابتدائية لبعض الخلايا بل وتمتد إلى الخلايا المتجاورة (36,37,38) . كما أوضح والى Whaley وزملاؤه (36,37) أن اتصال الغشاء النووى مع الشبكة الإندوبلازمية يزيد من سطوح الاتصال بين المكونات النووية وسيتوبلازم الخلية ويعمل كنظام موصل داخل الخلية . كما أن هناك بعض أشرطة الشبكة الإندوبلازمية تمتد من خلية إلى أخرى وهذا يعنى أن هناك إتصال مباشر بين أنوية الخلايا المتجاورة وذلك من خلال الشبكة الإندوبلازمية المتصلة بأغشية الأنوية .

تقسم الشبكة الإندوبلازمية السيتوبلازم إلى حجرات « أجنحة » عديدة وصغيرة . هذا التنظيم «الحَجَرى» للسيتوبلازم قد لاقى عناية خاصة فى السنوات الأخيرة . وداخل هذه الحجرات « أو الشقق » ربما تتراكم إنزيمات معينة ومركبات أيضية معينة أو تخرج منها هذه المركبات - وربما يكون لهذا النظام أهمية خاصة حيوية للخلية . وسوف نرى

فيما بعد على سبيل المثال أن إتمام النظام بمركبات أيضية معينة واستبعاد البعض الآخر يمكنه التحكم في التفاعلات لكي تدخل في اتجاه معين . إلا أن المعلومات المتاحة حالياً في هذا الشأن غير كافية ولذلك فقد عكف العلماء على إيجاد أهمية الشبكة الإندوبلازمية ووظيفتها العامة في الخلية .

أجهزة جولجي Golgi Apparatus

تبدو أجسام جولجي Golgi bodies « أو الذكتوزومات » "Dictyosomes" كما تُرى بالميكروسكوب الإلكتروني في القطاع العرضي أنها ذات تركيبين محددين : كومة مكدسة من خمس إلى خمس عشرة من الأغشية المرتبطة المفلطحة والمنبسطة الوعائية (cisternae) ، والعديد من الحويصلات الكروية الصغيرة والتي تظهر كمجموعة حول حواف تلك الأوعية (36,37) (أنظر شكل ١ - ١٠) . كل من أوعية جولجي Golgi cisternae ، والحويصلات vesicles (أو « أجسام جولجي » "Golgi bodies") يُطلق عليها « أجهزة جولجي » "Golgi apparatus" .

أغشية أجسام جولجي تتشابه إلى حد ما مع تلك للشبكة الإندوبلازمية . وفي الحقيقة بعض الامتزاج بين أوعية جولجي والشبكة الإندوبلازمية قد تأخذ طريقها (17) . وقد إقترح الباحثون أيضاً أن الحويصلات المصاحبة لأوعية جولجي تمتاز مع الأوعية الإندوبلازمية أو تندمج مع بعضها لتكوين أوعية الشبكة الإندوبلازمية .



شكل ١ - ١٠ : صورة إلكترونية دقيقة لأجهزة جولجي والحويصلات في خلايا قشرة جنر الفجل .

أجهزة جولجي لم تعزل بحالة نقية حتى الآن ، إلا أن دراسات الصور الإلكترونية تدل على أن هذا النظام من الأغشية يدخل في عمليات الإفراز Secretory Processes ، على وجه الخصوص تحتوي الحويصلات على منشقات « مولدات » الجدار الخلوى (على سبيل المثال عديدات السكر ، وبروتينات ومركبات كيميائية خلوية أخرى) تمثل أو تتراكم في الأوعية ثم تنتقل عند تمام الإنقسام الميتوزى إلى الصفيحة الخلوية أو إلى سطح الخلية أو تندمج بالغشاء البلازمى وترسب مواد الجدار الخلوى على السطح البينى بين الغشاء البلازمى والجدار الخلوى . وعلى ذلك كل من اجسام جولجي والشبكة الإندوبلازمية تلعبان دوراً هاماً في تكوين الجدار الخلوى .

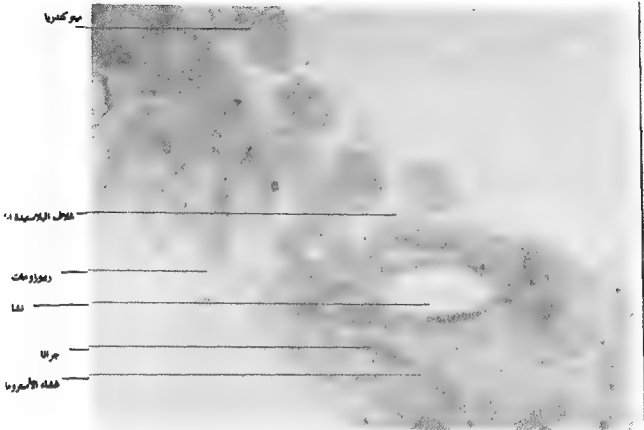
الميتوكوندريا^(١) Mitochondrion (مفردها mitochondrion)

الميتوكوندريا من أكثر العضيات الخلوية التى أجريت عليها دراسات مكثفة هي والنواة والبلاستيدات الخضراء ، وسوف يقتصر حديثنا هنا على تركيب الميتوكوندريا أكثر من وظيفتها التى سنتناولها فيما بعد فى الفصل السادس عشر الذى يتناول التنفس . respiration

والميتوكوندريا أجسام متعددة الأشكال والصور (many-formed) pleomorphic (أنظر شكل ١ - ١١) محاطة بوحدين غشائيتين ، هذان الغشاءان يضمنان بداخلهما الحشوة الداخلية inner matrix ، وأبعادها جوالى من ٥ ، إلى ١ ميكرون عرضاً ومن ٣ إلى ٨ ميكرون طولاً . وتبرز العديد من الزوائد (التنايات أو الطيات) من الغشاء الداخلى بعمق فى الحشوة ، وبعض هذه الزوائد من الإستطالة يمكن بحث أنها تعبر كاملة الجسم الداخلى للميتوكوندريا ، وكما لاحظ العلماء فى العمل عندما يُشرَحُون الميتوكوندريا المتفرقة ، فتظهر تلك الزوائد كما لو كانت متصلة بالغشاء الداخلى المتقابل ، وتسمى تلك الزوائد البارزة للغشاء الداخلى مجمعة بالكريستا (أى الأزرع البارزة) "cristae" .

وقد أوضح تحليل مكونات الميتوكوندريا وجود الفسفوليبيدات والحمضين النووين DNA ، أو RNA ، وإنزيمات دورة كريس ، ومركبات مختلفة من نواتج التفاعلات الإنزيمية والسيتركرومات ، ومكونات أخرى لنظام نقل الإلكترون . وفى الحقيقة فقد

(١) نظراً لشبوع هذه الكلمة عربياً فإننا سوف نكتبها ميتوكوندريا « للجمع » ، أما المفرد فإننا سوف نكتبها ميتوكوندريه .



شكل ١ - ١١ : صورة إلكترونية دقيقة للميوكندريا من نبات (*Festuca arundinacea*) لاحظ ست ميوكندرية (مستديرة إلى يهنية الشكل) بين بلاستيدتين خضرايتين. تظهر الكريستا cristae كمناطق واضحة داخل الميوكندريا.

مهداة من :

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

حُصِيت أن هناك على الأقل ٢٠٠٠ مجموعة كاملة من إنزيمات دورة كربس لكل ميتوكوندريّة واحدة .

تختص الميتوكوندريا بإنتاج الطاقة المستخدمة في الخلية ، ولذلك فعندما تكون الخلية نشطة فإن الميتوكوندريا تكون كثيفة ، ومثال ذلك فإن الخلايا المرستيمية تسود فيها الميتوكوندريا . ما الذى يعنى أن الميتوكوندريا تمد الخلايا بالطاقة اللازمة ؟ عندما تتحلل الدهون والكربوهيدرات في السيتوبلازم فإن المنتجات الناتجة تتأكسد مع تحرر ثنائي أكسيد الكربون ، والماء والطاقة ، ففي الميتوكوندريا تخزن الطاقة المفردة في صورة روابط فسفاتية غنية بالطاقة . وأكثر المركبات أهمية في هذا الشأن يكون الأدينوزين ثلاثي الفوسفات (ATP) adenosine triphosphate « أنظر الفصل السادس عشر » ، والميزة

من تخزين الطاقة في هذا المركب ترجع إلى إمكانية انفرادها واستهلاكها بسهولة لكي تدخل في تفاعلات الخلية المستهلكة للطاقة . هذا وسوف نشرح في فصل آخر بالتفصيل تمثيل الـ ATP في كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء والسيتوبلازم .

وبسبب التركيب التنظيمي المعقد الموجود في الميتوكوندريا وبسبب تشابه التنظيم في الميتوكوندريا للعديد من الأنواع ، فإننا نستطيع أن نحزم تقارب العلاقة بين الصورة والوظيفة ، على سبيل المثال فإن الفسفرة التأكسدية تتناقص عند فقد الترابط بين التركيب الغشائي المزدوج . وتفاعلات دورة كريس والتي تحدث في الميتوكوندريا تعتمد على التركيب الغشائي المزدوج (41) ، وعلى الرغم من أن الإنزيمات التي تدخل في هذه التفاعلات يمكن استخلاصها من الحشوة الذائبة ، كما أنه لا بد أن نذكر أن قطع من الميتوكوندريا تستطيع أن تقوم ببعض وليس بكل الأكسدة لدورة كريس (15, 16) . وكما سنرى فيما بعد في الفصل السادس عشر فإن الغشاء الداخلي ربما يكون ذا تركيب من طراز خاص للدرجة أنه هام لإنتاج الـ ATP من خلال بما يعرف بالفسفرة التأكسدية . oxidative phosphorylation

كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء يحيطهما غشاء مزدوج وكل منهما ينتج الـ ATP وكلاهما أيضاً تحتوي على DNA ، و RNA غير المعقدين والذي فيه الـ RNA في العادة من النوع 70S الريبوزومي المغاير في الأحماض النووية عن تلك الموجودة في أنوية الخلايا والتي تسكن فيها . فعلى سبيل المثال فإن DNA الميتوكوندريا المعزول من فاصوليا منج (Mung beans) ، واللفت ، والبطاطا والبصل يختلف عن DNA النوى المعزول من نفس النبات (32) . وفي الحقيقة فإن كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء لها القدرة على الانقسام وتنمو إلى حد ما دون الاعتماد على النواة . وبالتأكيد فإن الأحماض النووية لها أهمية جوهريّة في تخزين ونقل المعلومات في تمثيل البروتينات ، تلك الوظائف اللازمة لوجود تلك الأحماض النووية في الأجسام المنقسمة ذاتياً . وبدون أدنى شك فإن كلا من البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا لا تستطيع أن تنمو أو تعيش حية بدون الاعتماد على أنوية الخلايا .

البلاستيدات Plastids

البلاستيدات هي أغشية من العضيات الخلوية المميزة للنباتات ، وهي عامة مستديرة أو بيضية ، أو أجسام قرصية الشكل قطرها من ٤ إلى ٦ ميكرون ويمكن مشاهدتها تحت

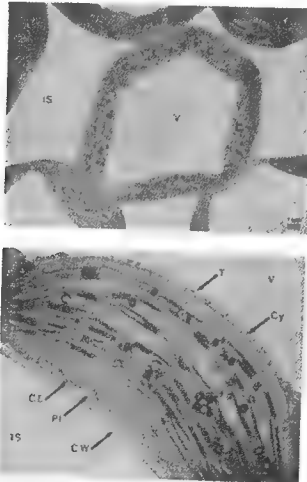
الميكروسكوب الضوئي . وعلى سطحها غشاء مزدوج يُسمى بالغلاف envelope . تحتوى البلاستيدات من الداخل على نظام غشائي وحشوة . تنقسم البلاستيدات إلى : البلاستيدات الأولية ^(١) Proplastids والبلاستيدات عديمة اللون ^(١) Leucoplasts ، والبلاستيدات النشوية ^(١) Amyloplasts والبلاستيدات الخضراء ^(١) Chloroplasts ، أو البلاستيدات الملونة ^(١) Chromoplasts . والبلاستيدات الأولية تنمو وتكون البلاستيدات أما البلاستيدات عديمة اللون فهي بلاستيدات خالية من الصبغة ، أى لا يوجد بها الكلوروفيل والكاروتينات وتوجد في خلايا أعضاء معينة في النبات ، وعندما تلعب البلاستيدات دوراً رئيسياً في تمثيل النشا ، كما هو الحال في خلايا درنات البطاطس وأنوسيرم حبوب الذرة فهي تسمى البلاستيدات النشوية amyloplasts ، أما البلاستيدات عديمة اللون leucoplasts التي تنتج البروتينات ، والزيوت ، ومواد أخرى يمكنها أن تتطور وتصبح بلاستيدات خضراء عند تعرضها للضوء .

أما البلاستيدات الملونة chromoplast فهي تلك البلاستيدات التي تحتوى على الصبغات الكاروتينية Carotenoid فقط . ما زالت وظيفة تلك البلاستيدات مبهمة ولكنها مسئولة عن تلون أوراق الخريف والأزهار والثمار ، وأثناء نضج الثمرة أو قشرة الثمرة fruit peel على سبيل المثال فإن كلوروفيل البلاستيدات الخضراء يفقد بينما تتراكم الكاروتينات لتكوين البلاستيدات الملونة ، والمثل المألوف لهذا التحول من البلاستيدات الخضراء إلى البلاستيدات الملونة هو ما يحدث أثناء نمو الثمار اللبية (عُنبات berries) للطماطم .

والبلاستيدات الخضراء ربما تكون أكثر العضيات الخلوية أهمية نظراً لأنها تعضد الحياة كلها وذلك لوظيفتها في تجميع الطاقة الضوئية وتحولها إلى طاقة كيميائية (التمثيل الضوئي photosynthesis) . هذا وسوف نشرح بالتفصيل البلاستيدات الخضراء فيما بعد في التمثيل الضوئي ولكننا سوف نتناول باختصار بعض الإصطلاحات التي تُطلق على تراكيبها (شكل ١ - ١٢) تحاط البلاستيدات الخضراء بغشاء مزدوج double membrane يُطلق عليه الغلاف envelope ، مع تراكيب غشائية وأخرى غير غشائية في المساحة الداخلية أو « الأستروما » (أى المكون الأساسي غير المتكشف) «stroma» . ففي البلاستيدات الخضراء توجد تراكيب غشائية متقنة ومنظمة للدرجة أنها قد تبدو

(١) جميعها أسماء ذات مقطعين plast = plasto - أى الصورة أو التشكل Formed أما كلمة pro أى قبل - Leuco الأبيض الناصع - amylo - نشا - chloro الأخضر الضوئي - chromo ملون .

بسيطة كيسية مفلطحة تُسمى « أغشية الأستروما » « stroma lamellae » (أو أغشية الحشوة) . كما توجد أغشية أخرى أكثر تركيزاً في أماكن من البلاستيدات الخضراء وتكون كميات stacks لها الشكل القرصي disklike ، وهي أكياس مفلطحة flattened تُسمى « الثيلاكويدات » « thylakoids » . الجرانات (Grana الحبيبات ومفردها حبيبة granum) ما هي إلا تجمع من خمس إلى خمسين من الثيلاكويدات وتظهر « ككميات » « stacks » البقاوة المصغرة جداً « miniature pancakes » وثيلاكويدات الجرانات grana thylakoids في العادة متصلة بأغشية الحشوة .



شكل ١ - ١٢ : صورة إلكترونية دقيقة لخلايا النسيج الوسطي (mesophyll ميزوفيل) (الطوبية تكبيرها × ٢٩٠٠) وبلاستيدة خضراء في خلية النسيج الوسطي « الصورة السفلية تكبيرها × ١٤٥٠٠ » من أوراق الرسم الحجازي (*Medicago sativa*) لاحظ : (C) بلاستيدة خضراء (S) مسافة بينة (V) فجوة (CW) جدار خلوي (CE) غلاف البلاستيدة الخضراء (Cy) سيولازم (G) جراحة (M) ميكونفريا (PI) الغشاء البلازمي (Pg) الجلوسين البلاستي (S) الحشوة ، الأستروما ، (SL) غشاء الحشوة (T) الغشاء البلازمي الداخلي ، غشاء الفجوة .»

وكما هو الحال في الميتوكوندريا فإن البلاستيدات الخضراء (والبلاستيدات بصفة عامة) تحتوى على RNA, DNA والأخير غالباً ما يظهر مثل « 70 S » للدقائق الريبوزومية . وبالتالى كما نتوقع فإن البلاستيدات ربما تنشأ من إنقسام بلاستيدات قائمة فعلاً أو في بعض الأحيان من جسيمات صغيرة تُعرف بالبلاستيدات « الأولية » (proplastids) (أى منشآت البلاستيدات) .

الريبوزومات Ribosomes

توجد الريبوزومات إما بمصاحبة الشبكة الإندوبلازمية أو حرة في السيتوبلازم أو في الميتوكوندريا ' والبلاستيدات كجزئيات تحت ميكروسكوبية كروية (أنظر شكل ١ - ١١) . والريبوزومات المعزولة من بادرات البسلة يتراوح أقطارها ما بين ١, ٣, ميكرون وتحتوى على ٥٠ إلى ٦٠٪ حمض ريبيونيكليك (RNA) وعلى حوالى ٤٠ إلى ٥٠ ٪ بروتين ، أى أن الريبوزومات ما هى إلا تجمع لعدد من جزئيات ال RNA والبروتين .

عادة ما يميز علماء الكيمياء الحيوية الريبوزومات على أساس الترسيب لتحت الوحدات Subunit Sedimentation Constants والتي يرمز لها بالإختصار (S) . وفى الحقيقة فإنه تحت ظروف تجريبية معينة مثل استخدام تحضيرات منخفضة من المغنسيوم فإن العلماء يمكنهم فصل الريبوزومات إلى تحت وحدات (على سبيل المثال 60S, 40S) ويُطلق على RNA الذى يوجد كمكون للريبوزومات بـ RNA الريبوزمى (rRNA) ، بينما RNA الشفرى « Coded » الموجود على سطح الريبوزوم والمشارك فى تمثيل الببتيدات « أو المترجم « translation » فيطلق عليه RNA الرسول « messenger » (ويُكتب مختصراً mRNA) .

عندما تصاحب الريبوزومات الشبكة الاندوبلازمية فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الخشنة (roughER) . وعندما تخلوا تلك الشبكة من الريبوزومات فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الناعمة (SmoothER) . توجد الريبوزومات عادة فى مجاميع عنقودية clustered أو تتلاحم على الشكل السبحى like beads عندما ترتبط بـ mRNA ، تلك المجاميع العنقودية أو « عديدات الريبوزومات » « polyribosomes » هى الأماكن النشطة فى تمثيل الببتيدات ، ونادراً إن لم يكن من المستحيل أن تقوم الريبوزومات بمفردها بتخليق البروتين فى الخلايا الحية .

الالتباس بين الريبوزومات والميكروزومات Ribosomes Versus Microsomes

قبل انتشار استخدام الميكروسكوب الإلكتروني تمكن علماء الكيمياء الحيوية من عزل أجزاء خلوية ساعدت في تمثيل الببتيدات في تحضيرات غير خلوية (في المعمل in vitro) . وقد أمكن عزل تلك الأجزاء باستخدام السرعات الهائلة للطرد المركزي « الطرد المركزي الفوقى » وقد أطلق على تلك الأجزاء اسم « الميكروزومات » microsomes (أى الجسيمات الدقيقة) ، تلك النشطة في تمثيل الببتيدات .

وفي الحقيقة تلك الجسيمات المسماة بالميكروزومات ما هي إلا خليط ممتزج من جزئيات مجردة غشائية مصاحبة للريبوزومات . تلك من الأمثلة الجيدة للتحريف التركيبى المشوه « structural distortions » الذى يمكن أن ينتج من غمطية (روتينية) الأسلوب العملى فى مجال الكيميوحيوية والفزيوحيوية ، ولهذا السبب فإن الباحثين يحتاجون دائماً أن يأخذوا فى الحسبان تلك التأثيرات على نباتاتهم التجريبية . وعلى الرغم من ذلك يمكننا إعتبار « الميكروزومات » أنها « إصطلاح » معمل فى الدراسات الكيميوحيوية فى تمثيل البروتينات ، وليست من العضيات الخلوية . ومن المفيد فى تلك التجارب العملية أن يفهم ضمناً أن الريبوزومات تشترك فى تمثيل البروتين .

الفجوات Vacuoles

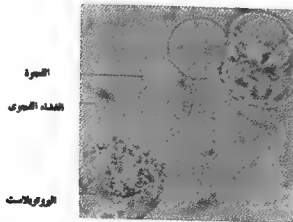
فى الخلايا الحديثة الغير ناضجة كتلك التى توجد فى المناطق المرستيمية ، فإن الخلية تمتلئ عامة بالسيوبلازم الكثيف . توجد فى هذا السيوبلازم عديد من الفجوات الصغيرة المبعثرة تلك التى تظهر تحت الفحص الميكروسكوبى كقطرات صافية ، وبنضج الخلية وكبرها تتلاحم تلك الفجوات الصغيرة لتكون فجوة واحدة كبيرة تتوسط الخلية حيث تحتل فى الغالب ٩٠٪ من الحجم الكامل للخلية (أنظر أشكال ١ - ١٢ ، ١ - ١٣) . وعندما تتمركز الفجوة الكبيرة فى وسط الخلية فإن السيوبلازم يندفع ملاصقاً لجدار الخلية ويشكل فقط طبقة رقيقة تحيط بالفجوة .

تُحاط الفجوة بغشاء فردى الذى يعرف « بالتونوبلاست tonoplast » (أى الغشاء الفجوى أو الداخلى) ، هذا الغشاء إختياري النفاذية ولكنه يحيط بمحلول به العديد من المواد ، تلك المحتويات الفجوية يطلق عليها مجتمعة « بالعصر الخلوى » « cell sap » . ومن الوظائف الهامة للفجوة ما يأتى : (١) إستمرارية « ضغط الامتلاء » «turgor» pressure» الهام للتركيب الدعامى والتحكم فى تحرك الماء ، (٢) تخزين المواد الأساسية

اللازمة للنشاط الأيضي الخلوى ، (٣) تراكم كل من : المنتجات الأيضية الخلوية الثانوية ، والمركبات الدفاعية الخلوية ، والمواد السامة ، وعلى ذلك فإن العصير الخلوى يحتوى على تلك المواد كالكسكريات والأحماض العضوية والأملاح المعدنية والغازات والصبغات (الأنثوثيانينات anthocyanins) والقلويدات alkaloids والدهون والزيوت والتانينات tannins وفى بعض الأحيان البلورات (على سبيل المثال أكسالات الكلسيوم) .

وفى العادة فإن العصارة الخلوية حامضية إلا أن pH تلك العصارة ربما يتراوح ما بين ١,٠ حتى ١١,٠ معتمداً على المكونات الموجودة به ، ولهذا السبب فإن العصير الخلوى معقد فى الدراسة السيتولوجية والكيموحيوية وذلك لأن المركبات الذائبة فى الفجوات وإنخفاض pH تتداخل مع التحليلات الإنزيمية والمنتجات المستخلصة .

والغشاء الفجوى غير المزوج يلعب دوراً هاماً فى النشاط الكيمو حيوى للخلايا النباتية . على سبيل المثال تراكم أيونات اهيدروجين وتخزين المركبات السامة ترجع وجود « مضخات » pumps ونظام غشائى حامل والذى يشترك فى عبور العديد من المواد المختلفة إلى الفجوة ولكنه ربما لا يسمح بالعبور العكسى من الفجوة إلى السيتوبلازم . وديناميكية نفاذية الغشاء الفجوى هذا من الوظائف الحيوية للخلية النباتية كلها . كما يعرف عن الغشاء الفجوى أيضاً أنه يُطبق على « يتلع » الجزيئات وحتى العضيات مثل الميتوكوندريا بإبطال البينوسيتوزس pinocytosis عن طريق الهضم التالى بالإنزيمات الفجوية . والأنثوثيانين المجرد فى الفجوات المائى النوبان يوجد لتلوين العديد من الأزهار



شكل ١ - ١٣ : صورة حولة توضح إطلاق الفجوة بالاعتماد الطرعى للأزمنة لروبيلاست الدخان .

عن : I.J. Meehan and R.T. Leonard 1979-Plant Physiol. 64:1114

والثمار والخضراوات وأيضاً هو المسئول عن تلون الأوراق في الخريف . وبسبب تحوله في اللون عند الـ pH المختلف فقد استخدم الأثنويانين كأول دليل للـ pH (الأس الأيدروجيني السالب) في المستخلصات النباتية والحيوانية . وعلى ضوء ذلك فإن الفجوة تعتبر أكثر من كونها مكان مغمور dumping في الخلية حتى أنها تشترك في تكسير وإعادة تكوين المكونات الخلوية .

الأنبيبات الدقيقة Microtubules

الأنبيبات الدقيقة ما هي إلا تراكيب مستطيلة مجوفة لا غشائية قطرها يتراوح ما بين ١٠ إلى ٢٠ نانومتر (nm) وهي تعتبر جزيئات كبيرة مكونة من البروتين والذي يُعرف بألفا بيتا تيبولين α, β -tubulin « هذا الاسم للبروتين مشتق من اسم الأنبيبات ويمكن تسميته عربياً « بالبروتين الأنبيبي » . والأنبيبات الدقيقة تتلاصق مع الكينيتوكروم Kinetochrome (السنترومر Centromere) للكروموزومات ، وتوجد مع الخيوط المغزلية spindle fibers خلال الانقسام الميتوزي ومشاركة في انفصال وهجرة الكروموزومات المتماثلة إلى قطبي الخلية في الطور النهائي ، كما تساعد في تكوين الجدار الخلوي بتوجيه النظم السيلولوزية للوفيات إلى أماكن ترسيبها (أنظر شكل ١ - ٢) . وتعتبر الأنبيبات الدقيقة تحت تراكيب Substructures للفلاجيليا flagella والسيليا Cilia (من الهديات) وفي الخلايا النباتية ذاتية الحركة كذلك لجاميطات نباتات اليابسة الدنيئة أو الطحالب .

الأجسام الدقيقة Microbodies

الجليوكسيسومات Glyoxysomes والبيروكسيسومات Peroxisomes

والإسفيروزومات Sphaerosomes

تلك الأجسام « الجسميات » ألا وهي الجليوكسيسومات والبيروكسيسومات والأسفيروزومات يطلق عليها الأجسام الدقيقة وهي تراكيب صغيرة (قطرها حوالي ١ إلى ٢ نانومتر) وهي أيضاً تراكيب مكثفة . يحيطها غشاء فردى وهي لا تشابه البلاستيدات الخضراء أو الميتوكلندريا من حيث أنها لا يُشاهد بها أى تركيب غشائي داخلي . إلا أن تلك العضيات غالباً ما تحتوى على بروتينيات (Proteinaceous) داخلية كثيفة جداً . توجد الجليوكسيسومات بصفة مبدئية في أنسجة البذور الحاملة للزيت ، حيث يتحول الدهن إلى الكربوهيدرات تلك العملية التي يصاحبها إنزيمات « دورة

الجليوكسيسيلات « glyoxylate cycle » والإنزيمات المميزة لهذه الدورة هي :

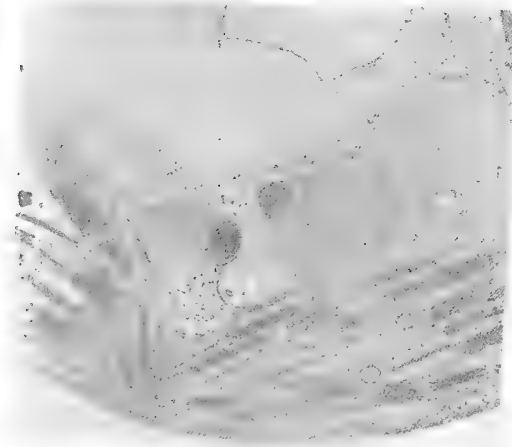
isocitrate lyase, malate synthetase, aconitase, citrate synthetase, glyoxylate oxidase, malate de hydrogenase and Catalase.

وجميع تلك الإنزيمات توجد في الجليوكسيسومات (14) « الجليوكسيسومات اسم من مقطعين glyoxy وهي الأحرف الأولى من اسم الدورة glyoxylate أما الشق الثاني فهو somes هو يعنى « جسم body » - وإذا شئنا أن نعرِّبها عربياً فيمكن أن نطلق عليها اسم « جسيمات دورة الجليوكسيسيلات » .

أما البيروكسيسومات فهي مشابهة مظهرياً للجليوكسيسومات و تلك الجسيمات تحتوى على عدد من نفس الإنزيمات . والبيروكسيسومات وظيفتها في أيض الجليكولات glycolate المنتجة بواسطة البلاستيدات الخضراء خلال التمثيل الضوئى . وتبين الملاحظات أن البيروكسيسومات تصاحب عملية « التنفس الضوئى » "photorespiration" تلك العملية المميزة « لنباتات كـ ٣ ولا تميز نباتات كـ ٤ »^(١) . وأيضاً مواقع عملية التنفس الضوئى في الخلايا النباتية ترتبط بالأماكن التي يوجد بها عدد مكثف من البيروكسيسومات (شكل ١ - ١٤) (إن شئنا أن نسمى تلك الجسيمات عربياً « بأجسام البيروكس ») .

الإسفيروزومات (أى الأجسام الكروية) ما هي إلا جسيمات صغيرة أو جزيئات تحتوى على إنزيمات والتي توجد في سيتوبلازم الخلايا النباتية ، فبالإضافة لوجود إنزيم الهيدروليز hydrolase فإن تلك الجسيمات تحتوى على إنزيمات تحلل مائى أخرى مثل proteases (إنزيمات تحلل البروتينات) و ribonucleases (إنزيمات تحلل الأحماض النووية) و phosphatases (إنزيمات الفسفة) و esterases (إنزيمات الأسترة) . ويظهر أن وظيفة تلك الجسيمات مبدئياً في الخلية هو تخزين وإنتقال الليبيدات . والأسفيروزومات الخلايا النباتية قدتشابه إلى حد ما مع اللميزوزومات في الخلايا الحيوانية ، وبالرغم من إحتوائها على عدد من الإنزيمات المتشابهة إلا أن إحتوائها الكلى من الإنزيمات مختلف بوضوح ، وكل من هذين الجسيمين يمكن تمييزهما عن الآخر (شكل ١ - ١٥ يوضح الأسفيروزومات المعزولة من الفول السودانى) .

(١) سوف يتم شرح معنى لياتات كـ ٣ و لياتات كـ ٤ فيما بعد .



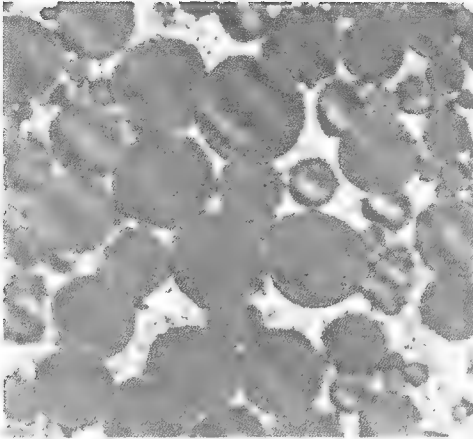
شكل ١ - ١٤ : صورة إلكترونية دقيقة لليروكسيومات (أجسام دقيقة) في خلايا ورقة الدخان (*Nicotiana tabacum*) لاحظ النيوكليودات nucleoids (الغير معروفة الوظيفة) في الأجسام الدقيقة . التكبير $\times 26000$. أُخذت تلك الصورة الدقيقة بواسطة :

S.E. Frederick. Courtesy of E.H. Newcomb, University of Wisconsin .

النواة Nucleus

لقد جذبت النواة إهتمام وفضول آلاف من الباحثين منذ إكتشاف روبرت براون (Robert Brown) ها عام ١٨٣٥ . وكان إهتمام هذا الكم الهائل من الباحثين ينصب على حقيقة دورها المؤثر المتحكم في التوريث والنشاط الخلوى ، فالنواة تتحكم أو تدير تمثيل جميع البروتينات التى تتضمن الإنزيمات التى تساعد على معظم إن لم يكن جميع التفاعلات الأيضية في الخلية .

والنواة في الخلية غير الناضجة عبارة عن جسم كروى مطمورة في سيتوبلازم



شكل ١ - ١٥ : صورة إلكترونية دقيقة للإسفيروزومات المعزولة من الفول السوداني . عن :

L.Y. Yatsu and T.J. Jacks. 1972. *Plant Physiol.* 49:937-943. Print Courtesy of the Southern Regional

Research Center, USDA.

الخلية . وفي الخلية النباتية الناضجة تسكن النواة بصفة عامة إحدى جوانب الخلية حيث تدفع إلى جوار الجدار الخلوى بتأثير التكوين الفجوى . وقطر النواة بصفة عامة حوالى ٥ إلى ١٠ ميكرون وتظهر كما لو كانت مفلطحة قليلاً تحت هذه الظروف .

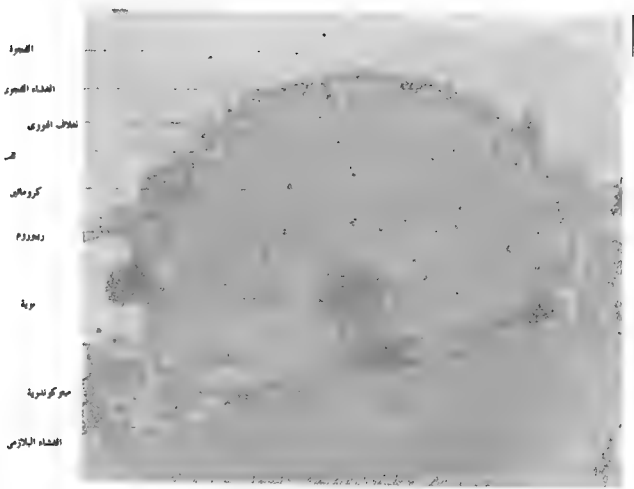
وتحاط النواة بغشاء مزدوج يعرف « **بالغلاف النووى** » ، "nuclear envelope" والدراسات بالميكروسكوب الإلكتروني قد أوضحت صورتين هامتين جداً فى تركيب الغلاف النووى حيث أن هذا الغلاف مستمر مع الشبكة الإندوبلازمية كما أن الغلاف النووى يحتوى على مسام (ثقب) pores فى تركيبه (شكل ١ - ١٦) . ويظهر إتصال مباشر بين السيتوبلازم والعصر النووى (البلازم النووى nucleoplasm) .

والعصير النووي يتكون من طورين أحدهما تركيبي والآخر لا تركيبي . والطور التركيبي شبكي الشكل من خيوط تُسمى « بالكروماتين » « Chromatin » أي المركب الملون أو الصبغي ، والذي يتكون من DNA والبروتينات . هذا الطور من البلازم النووي يظهر إما على شكل شبكي أو على شكل كروموزومات^(١) Chromosomes محددة . ويعتمد ذلك على كون الخلية في حالة إنقسام من عدمه . والطور غير التركيبي للبلازم النووي يظهر كمواد حبيبية وعادة ما يُطلق عليه « العصير النووي » « nuclear sap » . توجد كميات جوهرية أساسية من DNA و RNA والليبيدات والفسفوليبيدات وبروتينات معينة من هستونات^(٢) Hestones في الأنوية nuclei بالإضافة إلى العديد من الإنزيمات المحللة hydrolytic مثل الـ Ribonuclease ، و Dipeptidase و Phosphatase . في الطور التمهيدى لانقسام الخلايا تحتوى النواة على واحداً أو أكثر من النويات nucleoli (مفردا nucleolus أى نوية) ، وهذا العدد يتوقف على النوع النباتى . على سبيل المثال فإن نواة خلية البصل تحتوى بصفة عامة على أربع أنوية . تلك النويات تصبح واضحة في الطور النهائى للإنقسام الميتوزى كنتيجة لنشاط « التنظيم الخلوى » « nucleolar organization » . والنويات توجد في الأنوية غير المنقسمة ولكنها تختفى خلال الانقسام الميتوزى .

والتحليل الكيميائى للنواة يوضح أنها تحتوى بصفة أساسية على تحت وحدات من RNA الريبوزومى (rRNA) والبروتينات والـ RNA النووي من أصل كروماتينى (8) وفى الحقيقة فإن المنطقة من DNA المحتوية على تتابع المعلومات الجينية تمثيل rRNA ما هى إلا تنظيم نووى . ومن المفيد أن نعلم أيضاً أن تمثيل RNA النووي يذهب أولاً إلى الريبوزومات . ولم تتجمع بعد تلك المعلومات الكافية عن غشاء النوية إلا أنه يلاحظ به مناطق كثيفة ومناطق ليفية .

(١) كلمة من ذيقن تعنى الأجسام الملونة أو الصبغة وقد تعرف عريباً باسم الصبغات

(٢) هستونات عبارة عن بروتينات بسيطة تلوب فى الماء وقد ترتبط مع الأحماض النووية



شكل ١ - ١٦ : صورة إلكترونية دقيقة للنواة من قشرة لحار الكلاموندين . Calamondin

K.B.Evensen, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

أسئلة :

- ١ - ١ ما هو الفرق الخلوى الواضح بين الكائنات أولية الخلية prokaryotic والكائنات راقية الخلية eukaryotic ؟
- ٢ - ١ عُدّد أجزاء الخلية النباتية النقطية "typical" . ابتداء من السطح الخارجى لها ، ثم أذكر بعض أنواع الخلايا النباتية التى لا تتضمن واحداً أو أكثر من مظاهر تلك الخلية النقطية .
- ٣ - ١ عدد بعض الوظائف المحتملة والمعروفة للمكونات الخلوية التى أشرت إليها في إجابتك للسؤالين ١ - ٢ .
- ٤ - ١ أذكر أسماء المركبات الكيميائية التى يمكن أن تدخل في تكوين جدار الخلية .
- ٥ - ١ ما هى أهمية بكتات الكالسيوم والمنسيوم في البئات العديدة الخلايا ؟
- ٦ - ١ إشرح كيف يتكون كل من الصفيحة الوسطى والجدار الخلوى وما هى الخواص الوظيفية لكل منها ؟
- ٧ - ١ إشرح التغيرات التركيبية للجدار الابتدائى التى لها دور أساسى في إستطالة الخلية .
- ٨ - ١ أذكر التراكيب المرتبطة بعملية الإنتقال بين الخلايا الحية النباتية ، من أى المواد تتكون كل من هذه التراكيب . وأى وجه يمكن أن ننظر إلى الخلية لكى نلاحظها ؟
- ٩ - ١ إشرح الأحداث التى تشمل تكوين الجدار الثانوى وما هى الوظائف الهامة لهذا الجدار ؟
- ١٠ - ١ ما هو النموذج « الموديل » الأكثر قبولاً اليوم لشرح التركيب الغشائى ؟ وما هى نسبة العضيات في الخلية النباتية « النقطية » التى تعتقد أنها تخوى على الأغشية ؟
- ١١ - ١ يقال أن الأغشية مهمة فيما يختص بتنظيم تقسيم الخلية إلى حجرات . ما الذى تعتقده من هذا الإصطلاح وما هى أهمية ذلك وظيفياً للخلايا النباتية ؟
- ١٢ - ١ إشرح الإصطلاحات التالية : الشبكة الإندوبلازمية الخشنة والناعمة ، السسترنات cisterna ، الحويصلة vesicle ، الكريستا crista ، صفائح الإستروما ، الجرانة granum ، الثيلاكويد ، البلاستيدات الأولية ، الريبوزومات العديدة ، الغشاء البلازمى الفجوى ، الغلاف النووى ، الكروماتين ، الكروموزوم ؟
- ١٣ - ١ أذكر الأنواع المختلفة للبلاستيدات التى من المحتمل وجودها في الخلية النباتية ثم أذكر وظائف كل منها .
- ١٤ - ١ إشرح لماذا توجد صعوبات أمام الأبحاث الكيموحيوية بسبب وجود الفجوات ؟
- ١٥ - ١ ما هو التركيب وما هى الصورة الكيميائية التى توجد في الأجسام الدقيقة في الخلايا النباتية بصفة عامة ؟ وكيف هم يختلفون ؟

١ - ١٦ يرجع من الصور السيولوجية للخلايا النباتية خاصة تلك التي تحدث في السيوبلازم وعلى السطوح الخلوية أن لها تأثير ومن المرجح أنها تنظم النشاط النووي . ماهى تلك الصور ؟ ماهى بعض تلك الأنشطة للسيوبلازم والتي يمكن أن تخدم في تنظيم النشاط النووي ؟

١ - ١٧ بعد قراءة (ملحق أ) إشرح الاصطلاحين « اغبة لوسط الإنتار » "lyophilic" والكارهة لوسط الإنتار lyophobic . كيف تختلف الغرويات عن كل من المحاليل والمعلقات ؟

١ - ١٨ ماهى بعض الخواص الغروية ؟ وماهو دورها الذى تلعبه في الخلايا الحية ؟

١ - ١٩ ماهى المكونات الرئيسية للخلايا النباتية التى تدخل في تكوين غروى البروتوبلازم ؟ وكيف يترسب هذا الغروى ؟

قراءات مقترحة

- Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80-95.
- Beevers, H. 1979. Microbodies in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:159-193.
- Esau, K. 1977. *The Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. New York: Wiley.
- Galun, E. 1981. Plant protoplasts as physiological tools. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:237-266.
- Gunning, B.E.S., and A.R. Hardham. 1982. Microtubules. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:651-698.
- Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205-233.
- Kirk, I., and B.E. Juniper. 1965. The ultrastructure of the chromoplasts of different color varieties of *Capsicum*. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
- Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1970. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. New York: Springer-Verlag.
- Lott, J.N.A., with J.T. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants*. St. Louis, Mo.: Mosby.
- McGilvery, R.W. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113-129.
- Preston, R.D. 1979. Polysaccharide conformation and cell wall function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:55-78.
- Swanson, C.P., and P.L. Webster. 1977. *The Cell*, 4th ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Thompson, W.W., and J.M. Whatley. 1980. Development of Nongreen Plastids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:375-394.



الانتشار والإزموزية والتشرب

Diffusion, Osmosis, and Imbibition



الرى بالرى الرأسى الناعم لحقل مواخ طورينا .
مهلة من

USDA—Soil Conservation Service.



العمليات التى سنتلوها الآن من العمليات الهامة للمحافظة على حياة النبات - أى على تكاثره وبقائه . فى الحقيقة فإن إنتشار الغازات والماء والمغذيات بين النبات وبين الجو الخارجى المحيط به وبين الخلايا كل ذلك له تأثير جوهري على جميع العمليات الكيميوحيوية فى النبات التى تتحكم فى مدى مقدار ودرجة الانتشار تلك التحولات فى الطاقة التى تخضع لقوانين ديناميكية الحرارة ، هذا العلم الذى يتناول تحولات الطاقة فى العمليات الكيميائية والفيزيكية . وفى هذا الفصل سنتناول الاحتياجات للطاقة وتحولاتها تلك الأسس الجوهريّة الهامة لقواعد عملية الانتشار فى الكائنات الحية .

القوانين الثلاثة للديناميكية الحرارية Three Laws of the Thermodynamics

ينص القانون الأول إلى أن الطاقة يمكنها أن تتحول من صورة إلى أخرى كما ينص هذا القانون أيضاً على أن القيام بالشغل يتم بواسطة الكمية المتاحة من الطاقة ولكنه لا يمدنا بأى معلومات عن عملية الشغل نفسها . أما القانون الثانى للديناميكية الحرارية فيشير إلى أن الحرارة لا تتحول إلى شغل بدون ترك تحول يحل ببعض أجزاء النظام ، وبالاستعانة بالقانون الثانى هذا يمكننا التنبؤ بإمكانية حدوث العمل تلقائياً أى دون أن يمد بطاقة من مصدر خارجى . عند هذه النقطة لا بد أن ننوه إلى أهمية الديناميكية الحرارية فيما يختص بالعمليات الحيوية اللازمة لحياة النبات ، وعموماً لن نتعمق فى شرح هذه القوانين رياضياً فى هذا الكتاب .

يمكننا ببساطة تحديد والتنبؤ بإمكانية حدوث عمليات معينة تلقائياً ، على سبيل المثال تفكك زنبك الساعة الملفوف ، وانسياب المياه إلى أسفل ، وتغدد الغازات فى الحجم ، وذوبان السكر فى الماء ، كل هذه العمليات تتم تلقائياً . ومن أمثلة تلك العمليات التى تتم تلقائياً فى النبات دون أن نلاحظها بالعين المجردة ، حركة الماء من خلية إلى أخرى وانتقال الماء إلى أعلى النبات ضد الجاذبية الأرضية . عموماً فإن فهم القانون الثانى من قوانين الديناميكية الحرارية يساعدنا كثيراً فى دراسة طبيعة حدوث أى عملية وعلى الأخص التنبؤ بمجهد حدوث العملية .

يوضح القانون الثانى أن العمليات التلقائية تحتاج فى البداية إلى مستوى ابتدائى من الطاقة مرتفع نسبياً عنه فى مراحلها النهائية . ولتوضيح ذلك ببساطة يمكننا القول بأن التفاعلات التلقائية تتم من خلال تدرج فى الطاقة . وكذلك يمكن لتلك التفاعلات القيام بشغل بواسطة الطاقة المنفردة خلال حدوثها - ولا تتم هذه التفاعلات عكسياً إلا فى

حالة إمداد النظام بكميات من الطاقة خارجية . وكلما تقدم التفاعل التلقائي يحدث نقص في قدرة إحداث العمل والتحول يزداد في اتجاه عشوائية النظم أى الحالة الغير منظمة ، أى أن الجزيئات أقل تنظيماً وجهد الطاقة يتناقص والعملية تسير ببطء أو تتوقف تماماً . ويمكننا تعريف هذه الزيادة في عشوائية النظم بالإنترى *entropy* والذي يقصد به أيضاً الفقد في سعة الجهد لإنجاز شغل ، وعندما يصل الإنترى إلى أعلى مستوى لعمل ما فإنه يقال أن العملية قد وصلت إلى حالة الاتزان .

يشير القانون الثالث من قوانين الديناميكية الحرارية إلى أن التغير المطلق في الإنترى لمعظم المواد يساوى الصفر عند درجة الصفر المطلق (-١٨ , ٢٧٣ °م) . في العمليات الفسيولوجية الخاصة بالنبات لا يُهَمُّ بتقدير الإنترى والطاقة في صورة قيم مطلقة . ولتقييم وفهم معظم العمليات الحيوية يعتمد العلماء على معرفة القيم النسبية للطاقة والإنترى في بداية ونهاية التفاعلات الكيميائية والفيزيائية . وفي هذا الخصوص يشير تعبير الطاقة الحرة (*Gibbs free energy (G)* إلى كمية الطاقة المتاحة لإحداث عمل وهي كما نعتقد مشتقة من العلاقة بين العديد من العوامل - الإنترى (S) درجة الحرارة المطلقة (T) absolute temperature والطاقة الداخلية الكلية (E) total internal energy والضغط (P) pressure والحجم (V) Volume كما هو موضح في المعادلة التالية :

$$G = E + PV - TS$$

حيث : E = الطاقة الداخلية (محصلة الطاقة الذاتية الإلكترونية والنوية والدورانية والتذبذبية والإنتقالية)

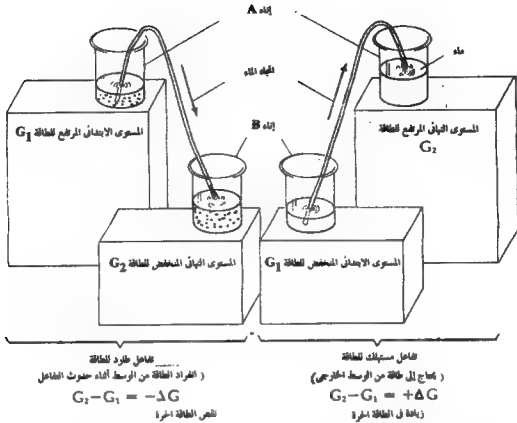
P = الضغط في الجو أو البار (Pars) .

V = الحجم بالتر .

T = درجة الحرارة المطلقة (١٨ , ٢٧٣ + °م) .

S = الإنترى « أو التشت » .

وبالرغم من أننا لا نستطيع حساب القيم المطلقة للطاقة الحرة *Gibbs free energy* والإنترى « التشت » إلا أنه غالباً ما يتم دراسة أى تفاعل على أساس التغيرات النسبية في الطاقة الحرة حيث ΔG تساوى الفرق بين الطاقة الحرة الداخلة والناجمة ($\Delta G = G_2 - G_1$) . ولتوضيح ذلك يمكن تتبع حركة إنسياب الماء إلى أسفل وإلى أعلى خلال « المعص » « السيفون » (شكل ٢ - ١) .



شكل ٢ - ١ : التغير في الطاقة كما يغير عنها في إنسياب الماء من المستوى العالي والمنخفض في الطاقة خلال السيفون Siphon « المصنوع »

شكل ٢ - ١ : التغير في الطاقة كما يغير عنها في إنسياب الماء من المستوى العالي والمنخفض في الطاقة خلال السيفون Siphon « المصنوع »

إنسياب الماء إلى أسفل خلال السيفون يعتبر عمل طارد للطاقة حيث أن قوة إنسياب الماء إلى أسفل يمكن الاستفادة بها في إحداث شغل وبعبارة أخرى حدث انتقال للطاقة من مستوى مرتفع للطاقة (G₁) إلى مستوى أقل من الطاقة (G₂) أى يحدث خلال تلك العملية فقد في الطاقة الحرة . وعلى ذلك فإن إنسياب الماء إلى أسفل خلال هذا النظام يمكن أن يعبر عنه $G_2 - G_1 = -\Delta G$ والعلامة - (السالبة) تعني إنطلاق الطاقة الحرة « أى تفاعل طارد للطاقة » « exergonic reaction » خلال هذه العملية التلقائية « حركة الماء من الإناء العلوى A إلى الإناء السفلى B » .

وفي الحالة العكسية أى دفع الماء من الإناء السفلى B « أى G₁ الآن » إلى الوعاء العلوى (A) « أى G₂ الآن » فإن هذه العملية إذا أريد لها أن تتم فإنها تحتاج إلى طاقة أى أن $G_2 - G_1 = +\Delta G$ (وتعتبر الإشارة الموجبة +) عن تلك الطاقة اللازمة لإتمام العملية [أى تفاعل مستهلك للطاقة « endergonic reaction »] وحيث لا تحدث

هذه العملية تلقائياً . وفي النظم الحيوية يُلاحظ حدوث ظاهرة إزدواج التفاعلات حيث يتم تفاعل مستهلك للطاقة بالاستفادة بالطاقة المنفردة من تفاعل طارد للطاقة ، أى تتم عمليات التخليق الحيوى لمركب على حساب تمثيل مركب آخر (راجع الأبواب الخاصة بعملية التمثيل الضوئى والتنفس) .

أنواع الطاقة Types of Energy

يمكن تقسيم الطاقة إلى طاقة إلكترونية electronic ونووية nuclear ودائرية محورية rotational وتذبذبية vibrational وانتقالية translational . ويمكن تحديد طاقة الإلكترون عن طريق معرفة حركته في غلاف الطاقة الخاص به حول نواة ذرة ما . وتحدث إثارة الإلكترون نتيجة لامتصاص الذرة للطاقة من مصدر خارجي مما يؤدي إما لانتقال الإلكترون من مستوى الطاقة الخاص به إلى مستوى طاقة أعلى مع حدوث تغير في حركته المغزلية ، أو حدوث تغير في حركة الإلكترون المغزلية دون إنتقاله إلى مستوى طاقة آخر ، وغالباً ما تنتقل الإلكترونات إلى مستوى طاقة أعلى ويصاحب ذلك تغير في طاقتى الدوران والتذبذب .

وعلى الرغم من أن عملية إثارة الإلكترون لا تتم على درجات الحرارة المثل الحية الكائنات الحية ، إلا أنه يمكن ملاحظة ذلك أثناء عملية التمثيل الضوئى حيث إثارة للصبغات النباتية بواسطة الضوء ، حيث تُعتبر عملية إثارة الكلوروفيل أولى خطوات تحويل الطاقة الضوئية خلال سلسلة من التفاعلات إلى طاقة كيميائية . وعموماً لا تعتبر عملية التمثيل الضوئى هى العملية الوحيدة التى يحدث بها هذا اللون من الطاقة بإثارة الصبغات ولكنها المثل الواضح في هذا اللون من الطاقة . وبما هو جدير بالملاحظة أن الصبغات المثارة تعود مرة أخرى إلى حالة الثبات وذلك نتيجة عودة الإلكترونات إلى مستوى الطاقة الأصلية مع خروج كمية من الطاقة يُستفاد بها وكمية أخرى ربما تنطلق ولا يُستفاد بها وتخرج على صورة ضوء .

الطاقة النووية ، وهى تعتمد أساساً على حالة أنوية الذرات وهى قليلة الأهمية بالنسبة لدراسة التفاعلات الطبيعية والكيميائية الخاصة بالنبات إلا في مجالات معينة محددة عند استخدام النظائر المشعة في تلك الدراسات . أما فيما يخص بالجزيئات العضوية فإن الطاقة الدورانية rotational energy (تحرك الذرات حول بعضها البعض) وطاقة التذبذب vibrational energy (حركة الذرات مقتربة أو مبتعدة عن بعضها البعض) هما

من الطاقات الهامة ومن مميزات الجزيئات التي تحتوى على اثنين أو أكثر من الذرات والتي تشمل تحرك الذرات في الجزيئات وعلاقتها ببعضها البعض .

الطاقة الانتقالية الكينيتيكية « الوضعية » Translational Kinetic Energy

تعتمد عملية الانتشار في النباتات أساساً على الطاقة الوضعية الانتقالية ، حيث أنها القوة المسئولة على تحرك الجزيئات في إتجاه خط مستقيم سواء كانت جزيئات الغازات أو السوائل أو المحاليل .

عند درجة حرارة أعلى من درجة الصفر المطلق (0°K or -273.18°C) توجد مكونات أى مادة في حركة دائبة ، وذلك لإحتوائها على كمية معينة من الطاقة الذاتية الحركية ، وهذه الحركة عشوائية حيث تتحرك الجزيئات أو الذرات في جميع الإتجاهات وفي حالات عديدة تصادم مع بعضها البعض . ولنأخذ مثلاً لذلك الهواء الذى نتنفسه وهو أساساً خليط من جزيئات النتروجين والأوكسجين وثنائى أكسيد الكربون ، هذه الجزيئات في حركة دائبة عشوائية وتتصادم مع بعضها البعض مما يؤدي إلى تجانس هذا الخليط من الجزيئات . وجزيئات النتروجين أكثر سيادة في هذا المخلوط الغازى عن جزيئات الأوكسجين أما جزيئات ثنائى أكسيد الكربون فهي نادرة جداً حيث لا تكون إلا ٠.٣ ٪ من هذا الخليط . وهذه الجزيئات تختلط ببعضها البعض في صورة متجانسة في الغلاف الجوى

وعند فتح زجاجة من العطر ، فإنه يلاحظ تبخر جزيئات العطر من سطح السائل وانتشارها في الهواء المحيط وفي النهاية يحدث مخلوط متجانس من مكونات الهواء والعطر وجزيئات العطر يمكنها الإنتشار نتيجة لإحتوائها أيضاً على طاقة حركية ذاتية . وعندما تتم عملية إنتشار جزيئات العطر واختلاطها بجزيئات الهواء الجوى فإن نظاماً ديناميكياً جديداً يتكون من الجزيئات المتحركة لكل من النتروجين والأوكسجين وثنائى أكسيد الكربون والعطر ، ويطلق على عملية توزيع جزيئات العطر في الجو بعملية الانتشار . وتحدث عملية الانتشار تلقائياً في النبات وهى مهمة لحركة المركبات العديدة داخل النبات ولذلك فسوف نتناولها من عدة وجوه .

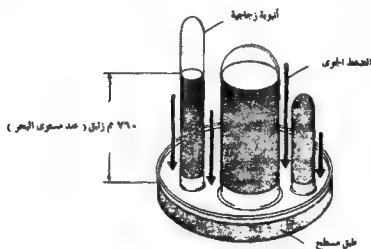
الانتشار Diffusion

قد عُرف الانتشار بواسطة دارسى علم النبات الأوائل على أنه صافي حركة المركب

من منطقة تحتوي على تركيز مرتفع من المركب إلى منطقة أخرى تحتوي على تركيز منخفض منه وذلك نتيجة الحركة العشوائية الانتقالية للجزيئات أو الأيونات أو الذرات بفعل الطاقة الحركية الذاتية التي تحتويها . وبالرغم من أن هذا التعريف كاف لإمدادنا بالمعلومات الأولية عن الانتشار إلا أنه قاصر في التعبير عن القياس الحقيقي لاحتياجات عملية الانتشار من الطاقة . وسوف نتناول ضغط الغاز .

الضغط الغازي Gas Pressure

من أهم الطرق المستخدمة لإثبات وجود ضغط للغازات وفي نفس الوقت تقدير هذا الضغط هو جهاز الباروميتر barometer الذى يقيس الضغط الجوى . وتعتمد فكرته على أنه لو مُلئت أنبوبة بمعدن الزئبق ثم غُمس طرفها المفتوح في حوض زجاجي مسطح يحتوي على الزئبق أيضاً فإنه يُلاحظ إنخفاض مستوى الزئبق في الأنبوبة حتى يصل إلى ارتفاع معين (شكل ٢ - ٢) . عند مستوى سطح البحر فإن ارتفاع الزئبق في الأنبوبة يصل إلى ٧٦٠ مم ، وبعبارة أخرى فإن وزن الغاز (الهواء) فوق سطح الزئبق في الحوض شكل ٢ - ٢ تكفى لدفع الزئبق في الأنبوبة إلى ارتفاع ٧٦٠ مم . ومتوسط ضغط الهواء عند مستوى سطح البحر يُعرف « بالضغط الجوى القياسى » "Standard atmospheric pressure" ويقدر بـ ٧٦٠ مم من الزئبق أو بواحد ضغط جوى .



شكل ٢ - ٢ : متوسط ارتفاع عمود الزئبق في الباروميتر ٧٦٠ مم عند مستوى البحر ويُلاحظ أن ارتفاع العمود لا يتوقف على قطر الأنبوبة الزجاجية . والأنبوبة التي تقع على اليمين قصيرة للدرجة لا تسمح بانخفاض سطح الزئبق .

ويمكن الاستدلال على وجود الضغط عن طريق نفخ بالونة بالهواء (يلاحظ أن الأوكسجين والنيتروجين هما المكونان الأساسيان للهواء) مما يتبعه زيادة تركيز جزيئات مكونات الهواء وبالتالي زيادة الضغط على جدار البالونة مما يؤدي إلى إنتفاخها . والضغط الناشئ عن وجود غاز في وعاء مغلق عبارة عن محصلة مجموع الضغوط الناشئة عن الاصطدام التلقائي العشوائي للعدد الكبير من الجزيئات بجدار الوعاء . وإذا أحدثنا زيادة في تركيز الغاز في الوعاء فهذا يعني أن أعداد إضافية من جزيئات الغاز سوف تصطدم بجدار الوعاء في وحدة الزمن وبالتالي تؤدي إلى زيادة الضغط بما يتبعه من تمدد لجدار الوعاء (البالونة) وذلك لمقابلة الزيادة في الضغط ، وهذا مثال واضح للدلالة على الضغط الناشئ عن الغاز .

عند الضغط ودرجات الحرارة العادية يلاحظ أن جزيئات الغاز بعيدة نسبياً عن بعضها مما يؤدي إلى أن عدد مرات التصادم التي تتخلل عملية الانتشار تكون محدودة للدرجة ما . ولهذا الحقيقة أهمية خاصة وذلك إذا أخذنا في الاعتبار المدى الذي يمكن أن ينضغط إليه الغاز . فالهواء الجوي الذي يملأ حيز الغرفة على سبيل المثال يمكن ضغطه بحيث يصل حجمه إلى ملء أنبوبة اختبار فقط ويستمر في الحالة الغازية على الرغم من ذلك . وعموماً فإن عملية إنضغاط الغاز تؤدي إلى زيادة الطاقة الحرة لجزيئات الغاز وبالتالي زيادة فرص تصادمها ببعض وبجدار الوعاء وفي النهاية يزداد الضغط .

عند اندفاع الغاز المضغوط داخل الوعاء فجائياً يؤدي إلى عملية انتشاره سريعاً في الوسط الخارجي ، والمرء الذي لا يعتقد في أهمية الطاقة في عملية الانتشار عليه فقط ملاحظة ماذا يحدث عندما يملأ بالونة بالهواء وترك الهواء لكي يندفع فجأة من البالونة . ف قوة خروج جزيئات الهواء من البالونة يمكن وصفها على أنها ضغط الانتشار diffusion pressure . وعلى الرغم من أن هذا التعبير يعتبر ملائماً لوصف درجة نشاط « ضغط » الغاز أو السائل أو المذاب solute المنتشر ، إلا أن علماء فسيولوجيا النبات لا يستعملون هذا الاصطلاح بصورة شائعة .

الجهد الكيميائي Chemical Potential

من وجهة نظر الطاقة الحرة Gibbs free energy يمكننا القول أن انتشار الغاز الخارج من البالونة يعتمد على الفرق بين الطاقة الحرة للغاز داخل البالونة (G_1) والطاقة الحرة للغاز خارجها (G_2) . وبعبارة أخرى هذا التفاعل التلقائي ($G_2 - G_1 = -\Delta G$) يحدث من

خلال التلرج في الطاقة (طاقة عالية تتلرج إلى طاقة منخفضة) . وعلى كل حال بدلاً من استخدام الطاقة الحرة يمكننا استخدام التعبير « الجهد الكيميائي » chemical potential ، هذا الجهد الكيميائي هو كمية الطاقة الحرة لكل واحد جرام وزن جزيئي للمادة وهي في المثال السابق الغاز . ومعنى ذلك أننا نسبنا الطاقة الحرة إلى كمية معلومة من المادة .

من خلال مناقشتنا للطاقة يمكننا تعريف الانتشار بأنه عبارة عن محصلة حركة أى مادة من وسط يحتوى على جهد كيميائي عالى إلى وسط آخر ذى جهد كيميائي أقل وهذا يرجع إلى العشوائية random والطاقة الحركية الذاتية الوضعية للجزيئات والأيونات والذرات . واتجاه الانتشار لمادة ما يتحدد كلية تبعاً للاختلاف في الجهد الكيميائي لتلك المادة وهو مستقل عن انتشار المواد الأخرى .

ولتوضيح هذه النقطة فسوف نستخدم مرة أخرى مثال البالونة فلو فرضنا أننا ملأنا البالونة بغاز النتروجين لتتج عن ذلك زيادة الجهد الكيميائي للجزيئات النتروجين المحبوس داخل الجدار المطاط للبالونة والذي لا يسمح نسبياً للنتروجين بالنفاذ من خلاله . فإذا فرضنا أن ثانى أكسيد الكربون يمكنه النفاذ خلال مسام الغشاء المطاط للبالونة وأنا وضعنا البالونة الممتلئة بالنتروجين في الهواء الجوى فإن ثانى أكسيد الكربون في الهواء الجوى سوف ينتشر وينفذ خلال مسام جدار البالونة وسوف يستمر ذلك حتى الوصول إلى حالة اتزان بين تركيز ثانى أكسيد الكربون في الهواء الجوى وداخل البالونة . ويمكن تفسير انتشار ثانى أكسيد الكربون إلى داخل البالونة على أساس أن جهده الكيميائي في الهواء الجوى مرتفع بالنسبة لجهده الكيميائي داخل البالونة (جهد CO_2 داخل البالونة يساوى صفر) . ويلاحظ أن انتشار CO_2 إلى داخل البالونة يتم على الرغم من أن الجهد الكيميائي للنتروجين المحبوس داخل البالونة مرتفع بالمقارنة بالجهد الكيميائي لثانى أكسيد الكربون الموجود في الهواء الجوى .

وظاهرة استقلالية انتشار كل مادة على حدة وعدم تأثرها بانتشار المواد الأخرى لها أهميتها الكبيرة بالنسبة للنبات وسيتم توضيح ذلك في الأبواب التالية من هذا الكتاب . وبناء على ما سبق ذكره من أن الانتشار يعتمد أساساً على تدرج انحدار الجهد الكيميائي (الطاقة) يمكننا تصور أنه يحدث أثناء أى تفاعل تغير تدريجي في درجة ميل أو انحدار الطاقة حتى تصل إلى أقل ما يمكن « يزداد التشتت - أى الإنتروبي » كلما تقدمت هذه العملية (أنظر شكل ٢ - ١) وفي النهاية يتوقف الانتشار كلية نتيجة عدم وجود فرق

في الجهد ويقال إن الانتشار وصل إلى حالة الاتزان ($\Delta G = G_2 - G_1 = 0$) . يجب ملاحظة أن أى عامل يؤثر على التدرج في الجهد الكيميائي سوف يؤثر بالتالى على عملية الانتشار .

العوامل المؤثرة على معدل انتشار الغازات

Factors Affecting Rate of Diffusion of Gases

درجة الحرارة : يزداد معدل انتشار الغازات بزيادة درجات الحرارة ، حيث تؤدي أى زيادة في درجة الحرارة إلى زيادة الطاقة الحركية (الجهد الكيميائي) لجزيئات الغاز . وبمعنى آخر أى زيادة في درجة الحرارة يصاحبها زيادة في سرعة حركة جزيئات الغاز .

ويُقاس تأثير درجة الحرارة على التفاعلات الفينائية أو الكيميائية بواسطة ما يسمى **بمعامل الحرارة** Q_{10} temperature coefficient or ، ويقصد بمعامل الحرارة (Q_{10}) على أنه النسبة بين معدل سرعة التفاعل على درجة حرارة معينة ومعدل سرعة ذلك التفاعل على درجة حرارة أقل من السابقة بعشر درجات . ($V_T/V_T - 10^\circ\text{C}$) . والمعادلة التالية تُستخدم في حساب قيمة Q_{10} بالنسبة للتفاعلات الحيوية .

$$\log Q_{10} = \left(\frac{10}{T_2 - T_1} \right) \log \frac{K_2}{K_1}$$

$$T_2 = \text{درجة الحرارة المرتفعة} .$$

$$T_1 = \text{درجة الحرارة المنخفضة} .$$

$$K_2 = \text{معدل التفاعل عند درجة الحرارة المرتفعة} .$$

$$K_1 = \text{معدل التفاعل عند درجة الحرارة المنخفضة} .$$

وترجع أهمية حساب قيمة Q_{10} في أنها أحياناً تعطينا فكرة عن نوع التفاعل هل هو تفاعل فيزيائي خالص أم كيميائي صرف . فعلى سبيل المثال عندما تكون Q_{10} أعلى قليلاً من الواحد فهذا يعني أن التفاعل من النوع الفيزيائي مثل عملية الانتشار والتفاعلات الكيميائية الضوئية وهي التي تعتمد على الطاقة الضوئية ودرجات الحرارة المتوسطة . فأى زيادة في درجة الحرارة لا يمد بالطاقة الكافية التي تُحدث إزاحة للإلكترونات (electronic displacement) بالدرجة المطلوبة لحدوث التفاعل : قيمة Q_{10} للتفاعلات الكيميائية التي تحدث على درجات الحرارة الفسيولوجية تقترب في الغالب من ٢ أو أعلى من ذلك . وعلى

ذلك فإن تقدير Q_{10} ربما يستخدم لتمييز التفاعلات الكيميائية عن تلك التفاعلات الفيزيائية البحتة .

كثافة الجزيئات المنتشرة : Density of diffusing molecules : معدل انتشار الغازات تحت ظروف ثابتة يختلف إلى حد كبير من غاز إلى آخر وذلك تبعاً لنوع وكثافة الغاز . وقد لخص قانون جراهام للانتشار Graham's law of diffusion هذه البدييات : حيث ينص على أن معدل انتشار الغازات يتناسب عكسياً مع الجذر التربيعي لكثافة تلك الغازات . وعلى ضوء هذا القانون فيمكن إيجاد العلاقة التالية :

$$\frac{r_1}{r_2} = \frac{\sqrt{d_2}}{\sqrt{d_1}}$$

حيث r_1 ، r_2 عبارة عن معدل انتشار الغازات والتي كثافتها d_1 ، و d_2 على الترتيب . ولو طبقنا تلك المعادلة على غازي الهيدروجين والأكسجين فإننا نجد :

$$\frac{r_h}{r_o} = \frac{\sqrt{d_o}}{\sqrt{d_h}} = \frac{\sqrt{16}}{\sqrt{1}} = \frac{4}{1}$$

حيث كثافة الأكسجين تعادل ست عشرة مرة كثافة الهيدروجين ، وعليه فإن معدل انتشار الهيدروجين يعادل أربع مرات أمثال انتشار الأكسجين .

يمكن توضيح قانون جراهام عملياً بسهولة في المعمل (أنظر شكل ٢ - ٣) فعند حبس أنبوبة زجاجية مفتوحة الطرفين بقطعتي قطن ثم إضافة محلول أيديروكسيد أمونيوم إلى إحدهما وإضافة حمض الأيديروكلوريك إلى الأخرى ، فسوف نلاحظ أن غازي الأمونيا وكلوريد الأيديروجين ينتشران داخل الأنبوبة كل في اتجاه الآخر « من الأعلى تركيز إلى الأقل تركيز كل مستقل عن الآخر » ، أي أنهما يتقابلان معاً عند نقطة معينة في الأنبوبة حيث يتفاعلان مع بعضهما مكونان حالة بيضاء من كلوريد الأمونيوم ، ونلاحظ أن معدل انتشار كل غاز يعتمد على كتلة جزيئاته . وكما هو موضح في شكل ٢ - ٣ فإن حلقة كلوريد الأمونيوم تتكون بالقرب من الطرف الذي يحوى على القطنة المبللة بكلوريد الأيديروجين وهذا متوقع بالطبع حيث أن كثافة كلوريد الأيديروجين تقريباً ضعف كثافة الأمونيا .

قابلية الذوبان في وسط الانتشار : Solubility in Diffusion Medium :

كلما زادت قابلية المادة للذوبان في وسط الانتشار زاد معدل سرعة انتشارها في ذلك .

الوسط . ولكن إذا كان وسط الانتشار ذا تركيز مرتفع فسوف تزداد درجة مقاومته للمواد المنتشرة . كذلك يتناسب معدل انتشار المواد مع مدى إتساع مساحة وسط الانتشار . وبما هو جدير بالذكر أن قابلية ذوبان الغازات في السوائل تقل كلما ارتفعت درجة الحرارة ، فمثلاً عند ضغط ٧٦٠ مم فإن ٠.٤٨٨٩ لتر من الأوكسجين تذوب في لتر واحد من الماء عند درجة صفر° م وتقل إلى ٠.٣٨٩١ لتر من الأوكسجين عند درجة حرارة ١٠° م ، ٠.٣١٠٢ لتر عند درجة ٢٠° م ، و ٠.٢٦٠٨ لتر عند درجة ٣٠° م ، و ٠.١٧٦١ لتر عند درجة ٨٠° م . وفي الحقيقة فإن عملية غليان السوائل هي من الطرق الشائعة المستخدمة في المعمل عملياً للتخلص من الغازات الذائبة في تلك السوائل . وفيما عدا تلك الغازات شديدة الذوبان ، يلاحظ أن ذوبان الغازات في السوائل يزداد بزيادة الضغط . هذه الخاصية الغازية هي أساس « قانون هنري » "Henry's law" ، والذي ينص على أن كتلة الغاز قليل الذوبان والتي تذوب في كتلة معينة من السائل عند درجة حرارة معينة تتناسب مباشرة مع الضغط الجزئي لهذا الغاز .

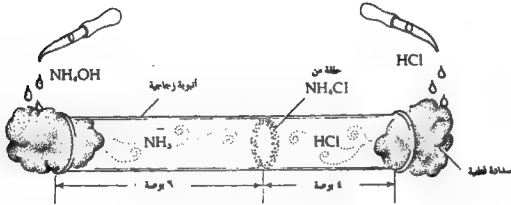
وتعتبر صناعة المشروبات الكربونية « المياه الغازية » تطبيق مباشر لقانون هنري . حيث يتم إذابة CO₂ في المشروب تحت ضغط خمسة جو ثم وضعه في إناء مغلق . وعند نزع الغطاء يصبح الضغط الجوي فوق سطح المحلول واحد جو فقط وبالتالي يخرج الغاز على صورة فقاعات من المحلول الذي يعتبر محلول فوق مشبع بالغاز . ويُطلق على عملية خروج فقاعات الغاز من المحلول اصطلاح الفوران effervescence .

وبعض الغازات ذات القابلية العالية جداً للذوبان في الماء لا ينطبق عليها قانون هنري . وسبب قابليتها العالية للذوبان في الماء ترجع إلى تفاعل الغاز مع الماء ، وبصاحب ذلك خروج طاقة على صورة حرارة في بعض الحالات . فمثلاً غاز الأمونيا (NH₃) وثاني أكسيد الكبريت (SO₂) يُعتبران من أمثلة الغازات عالية الذوبان في الماء حيث يتم تفاعلها كما يلي مع الماء :



فعند ذوبان غاز النشادر في الماء يحدث تفاعل بينهما يؤدي إلى تكوين هيدروكسيد الأمونيوم (NH₄OH) ، وعند ذوبان غاز ثاني أكسيد الكبريت في الماء فيتكون حمض الكبريتوز (H₂SO₃) . ويلاحظ أن جزء كبير من الماء يُستهلك أثناء كلا التفاعلين السابقين وبالتالي فإن قانون هنري لا ينطبق على حالة الغازات شديدة الذوبان . ففي حالة ذوبان غاز

الأمونيا في الماء يلاحظ أن حوالي نصف الماء يدخل في التفاعل والجزء المتبقى عبارة عن محلول مركز من هيدروكسيد الأمونيوم .



شكل ٢ - ٣ : قانون جراهام . حلقة كلوريد الأمونيوم توضح مكان اللقاء غازي NH_3 و HCl بعد انتشار كل منهما من السداة القطعية التي بللت بكل منهما .

تدرج الجهد الكيميائي : Chemical Potential Gradient

بصفة عامة كلما زاد انحدار تدرج الجهد الكيميائي زاد معدل الانتشار . ويتحكم في شدة الانحدار هنا تراكيزات المادة القابلة للانتشار بين منطقة ما وأخرى والمسافة الموصلة بين المنطقتين التي يحدث عبرها الانتشار . في الحقيقة فإن أى عامل يزيد أو ينقص تدرج الجهد الكيميائي « مثل : التركيز ، والضغط ، والحرارة » سوف يؤثر على معدل الانتشار .

والعوامل التي تتحكم في معدل سرعة انتشار الغازات تتحكم أيضاً في معدل سرعة انتشار السوائل والمواد الصلبة . وعلى كل حال بالإضافة إلى الحرارة ، وكثافة الجزيئات molecular density ، ووسط الانتشار ، والتدرج في الجهد الكيميائي فإن هناك عوامل أخرى « بالأخص حجم وقابلية الجزيئات المنتشرة للذوبان » تؤثر على انتشار المذاب في المذيب سواء كان سائلاً في سائل أو غاز في سائل .

الماء : التركيب والخواص والتفاعلات

Water: Structure, Properties and Interactions

لكي نفهم مختلف العمليات الفسيولوجية التي تتعلق بخاصية الماء فلا بد من إستعراض الخواص الكيميائية والفيزيائية الأساسية للماء وتفاعله مع المركبات الأخرى . والماء تلك المادة التي يمكن أن يُطلق عليها سائل الحياة fluid of life ، حيث يكون أكثر من ٩٠٪ من التركيب الكيميائي للعديد من الكائنات ، ويُشارك في جميع عمليات التمثيل الغذائي سواء أكان ذلك بطريق مباشر أو غير مباشر . ويعتبر الماء ذو خواص فريدة من نوعها وذلك يرجع إلى التوزيع الفراغي لجزيئاته molecular configuration والرابطة الهيدروجينية hydrogen bonding .

التركيب الجزيئي والرابطة الهيدروجينية

Molecular Structure and Hydrogen Bonding

يتكون جزيء الماء من ذرتي هيدروجين ترتبطان على جانب واحد من ذرة أوكسجين برابطة إشتراكية « رابطة تساهمية » . ولما كان متوسط الزاوية المحصورة بين ذرتي الهيدروجين (١٠٥°) غير حادة « أى لا تؤدي هذه الزاوية إلى وجود حالة من التأثير داخل جزيء الماء » فإن الماء يمكنه إمتصاص كمية كبيرة من الحرارة ويخضع للعديد من المؤثرات الفيزيائية دون أن تتحلل روابطه . والماء جزيء قطبي (Polar) وكما هو الحال في الجزيئات القطبية الأخرى لذلك فله سطح مشحون (Surface Charge) . « أى ذو شحنات على سطحه » . ومن الواضح أن الماء مادة « ذات قطبين » "dipolar substance" حيث يعتبر الأيدروجين قطب موجب أما القطب الآخر فهو سالب الشحنة نتيجة لخاصية الأوكسجين في « جذب الإلكترونات » (electron-attracting) (محب للإلكترونات electrophilic) . ونتيجة لهذا التوزيع الغير متناسق فإن جزيئات الماء ترتبط بعضها البعض (أى تتماسك cohesion) « وتبلى » "wet" المركبات الأخرى (أى ذات خاصية التصاقية adhesion بالمواد الأخرى) . ولهذا الخاصية أهمية خاصة في حركة الماء خلال التربة وكذلك إنتقال الماء في النباتات .

إنجذاب ذرة الهيدروجين الموجبة لجزيء ماء مع ذرة أوكسجين ذات شحنة سالبة في جزيء آخر من الماء ينتج عنه « رابطة هيدروجينية » "hydrogen bond" . وبالرغم من أن الرابطة الهيدروجينية تعتبر أقوى من تجمع الجزيئات خلال قوة فان درفالز (Van der Waals)

(الناشئ عن القوى الطبيعية لاجتذاب الجزيئات) ، إلا أن هذه الرابطة تعتبر أضعف من الرابطة الإشتراكية « التساهمية » أو الرابطة الإلكترونية . وعلى كل حال ليس هناك حدود معينة لعدد جزيئات الماء التي ترتبط معاً بروابط هيدروجينية . تخيل البهجة عبارة عن تجمع لجزيئات الماء في صورة جزيء عملاق ضخم أكثر منه تجمع لجزيئات منفصلة من الماء .

خواص الماء المهمة للنباتات Properties of Water Important to Plants

وجود الروابط الهيدروجينية في الماء يعمل على تكوين جزيء ذا قطبين ويشجع ذلك على تكوين تركيب شبكى شعري latticelike structure قادر على تجميع العديد من النوات في حيز صغير ويعمل على ثبات التركيب الجزيئي للماء . أيضاً وجود تلك الروابط الهيدروجينية هي المسؤولة مباشرة عن لارتفاع « حرارة الإنصهار » "heat of fusion" ، وارتفاع « الحرارة النوعية » للماء specific heat وارتفاع « حرارة تبخير » الماء "heat of vaporization" . فالطاقة اللازمة لتفكك الروابط الهيدروجينية حتى يمكن ذوبان الثلج أو تسخين الماء أو تبخيره تلك الطاقة تعتبر عالية بالمقارنة بالطاقة اللازمة للتغلب على قوى فان درفالز الموجودة طبيعياً نتيجة الإرتباط الضعيف بين جزيئات الإيثان والإثير والبنزين . والروابط الهيدروجينية هي المسؤولة أيضاً عن إلصاق جزيئات الماء بتلك المواد مثل الزجاج والسيلولوز (جدر الخلايا) وميسيليات الطين clay micelles (دقائق الطين) . فتلك المواد تبطل بسرعة

بسبب أن جزيئات الماء يمكنها تعرض ذرات الأوكسجين على الأسطح وقدرتها على تكوين الروابط الهيدروجينية . وعلى الجانب الآخر فإن الأنسجة الواقية من الماء (Water-repellent fabrics) ، والهيدروكربونات مثل الشموع لا تبطل بسهولة وذلك لأن الروابط الهيدروجينية التي تحدث قليلة جداً . ويوجد الماء على الصورة السائلة عند درجة حرارة الغرفة (٢٥° م) ، وهو أخف أى أقل كثافة عندما يكون في الحالة الصلبة عنه عندما يكون في الحالة السائلة وذلك بسبب الروابط الهيدروجينية . فمثلاً هل فكرت في كيفية تكوين الجليد في البحيرة « من القمة إلى القاع » وكيف أن هذا السلوك في تكوين الثلوج قد مكن من حفظ حياة الكائنات التي تعيش في الماء ؟

وخاصية الماء كمذيب لها أهميتها بالنسبة للخلية الحية حيث يكون محلولاً مع العديد من المركبات ذات الصفات المتباينة ولهذا يعتبر الماء « كمذيب عام » "universal solvent" . وخاصية الماء كمذيب علم تنشأ نتيجة قابليته لتكوين روابط هيدروجينية بسبب التوزيع الغير منتظم للشحنات asymmetrical distribution of its charges . ففى

المحاليل المائية يلاحظ أن المركبات مثل السكريات والكحولات والأحماض الأمينية وهي التي تحتوي على ذرات أوكسجين ومجموعات أيلدروكسيل ($-OH$) ومجموعات أمين ($-NH_2$) تلك المركبات يمكنها تكوين روابط هيدروجينية مع جزيئات الماء . والخاصية القطبية لجزيء الماء تعمل على تأين الأملاح الذائبة في الماء حيث توجد على صورة أيونات موجبة وسالبة الشحنة في المحلول المائي .

والماء كمنذوب له أهميته العظمى بالنسبة للنبات الحي . فالعناصر الأساسية اللازمة لنمو النبات طبيعياً والمركبات اللازمة لانتقال وتخزين الطاقة وكذلك مكونات المركبات النباتية جميعها تحتاج إلى الماء كوسط لانتقالها وتفاعلها . فهذه المركبات تنوب في الماء ويتم توزيعها وانتشارها في أجزاء النبات وهي على هذه الصورة الذائبة . فعمليات الانتشار والأزموزية والتشرب كلها تعتمد أساساً وتم نتيجة إنتقال المواد الذائبة في الماء من المكان الأصل إلى مكان النشاط . وفي الحقيقة فإن العمليات الفسيولوجية تتم في مائية مخففة أو في معلقات ذات تركيز منخفض بالتالي فإن التفاعلات تخضع للقوانين الفيزيائية والكيميائية التي تتحكم في نشاط المحاليل المائية والمعلقات المخففة .

المحاليل Solutions

عندما نحرك قطعة من سكر المائدة في كوب من الماء فإنه ينتج محلول رائق من السكر في الماء ، ويمكننا تمييز مكوفي هذا النظام وهو في هذه الحالة المذاب (Solute) (السكر في الماء) والمذيب (Solvent) (الماء) ، أي أن المذاب ينوب في المذيب ، وبالتالي يتعايش كلاهما مع الآخر ، وفي هذه الحالة وحالة المحاليل الأخرى فإن جزيئات المذاب تختفي تماماً خلال المذاب والمحلول الناتج عبارة عن مخلوط متجانس من جزيئات المذاب والمذيب . وتوجد جزيئات المذاب والمذيب في حركة عشوائية دائبة . ويجب أن نعلم أن الطاقة الحركية لجزيئات المذيب في المحلول سوف تكون أقل من نظيرتها في حالة المذيب النقي ، وذلك نتيجة العلاقة الناشئة بين المذيب والمذاب ، ففي أي لحظة زمنية فالمذاب لن يترسب بل يختفي تماماً وهذا يحدث على حساب الطاقة الحركية Kinetic energy لجزيئات المذيب . فالفرق الذي يخلط بعض المحاليل في أنبوبة إختبار سوف يتبين التغير في الطاقة الناشئة عن عملية الخلط حيث يحدث إما إرتفاع أو إنخفاض تلقائي في درجة حرارة الأنبوبة .

عند إضافة كمية صغيرة من المذاب إلى المذيب ينتج محلول مخفف ، ولزيادة تركيز

المحلول يجب إضافة كميات أخرى من المذاب إلى أن يصبح المحلول مشبعاً بالمذاب ولا يمكن ذوبان أى كمية أخرى مضافة من المذاب إليه . وعموماً عند درجة حرارة وضغط معينين فإن كمية معينة فقط من المذاب يمكنها تكوين محلول مع كمية معينة من المذيب للوصول إلى حالة التشبع ، وعندما تصل هذه الكمية من المذاب فإن المحلول يقال عنه إنه مشبع . أى أن الوصول إلى حالة التشبع تتوقف على درجة الحرارة والضغط .

في حالة تحريك كمية صغيرة من مادة متأينة مثل ملح كلوريد الصوديوم (ملح المائدة العادى) في الماء ، فإن المحلول الناتج يختلف قليلاً عن المحلول الناتج من ذوبان السكر في الماء ، حيث أن السكر في مادة غير متأينة وتظل جزيئاته في المحلول دون تغير أما كلوريد الصوديوم فهو مادة ذات طبيعة أيونية وبالتالي تتأين جزيئاته في الماء إلى أيون الصوديوم والكلوريد .

ولتوضيح النقطة الخاصة بطاقة المحاليل ، دعنا نفترض أن الملح يتأين بنسبة ١٠٠٪ في الماء ، فالتوقع إذن أن كمية جزيئات الماء اللازمة لعملية إذابة كلوريد الصوديوم سوف تكون ضعف تلك الكمية اللازمة لإذابة كمية مكافئة من السكر « غير قابل للتأين » ، وذلك لأن جزيئات المذيب سوف تتفاعل مع جسيمين لكل جزيء واحد من كلوريد الصوديوم المذاب ، أى بالتالى كمية أعلى ومتناسبة من الطاقة مشتقة من الطاقة الحركية لجزيئات المذيب لازمة لإتمام عملية الإذابة . وفهم هذه الفكرة البسيطة للمحاليل ضرورى لإدراك طبيعة ميكانيكيات انتشار « الأسموزية والتشرب » الماء في النظم الحيوية .

انتشار الماء : الأزموزية والتشرب Diffusion of Water: Osmosis and Imbibition

بالرغم من أن صورتى الانتشار متشابهتان إلا أن كلا من الأزموزية والتشرب ظاهرتان مختلفتان وتلعب كل منهما دورها في إنمائية النبات . والأزموزية يُعتقد أنها نوعاً خاصاً من الانتشار وهى تحرك الماء خلال الغشاء الاختياري للنفاذية differentially permeable membrane . وبالرغم من أن هذا التعريف للأزموزية يمكن أن يشمل المذيبات الأخرى بخلاف الماء ، إلا أننا نمنى هنا أزموزية الماء في النباتات . أما التشرب فهو نوع معين من الانتشار والذي يوجد به المادة المُمتصة (adsorbent) .

الجهد الأزموزي Osmotic Potential

يمكن مشاهدة وقياس عملية الأزموزية بواسطة جهاز غاية في البساطة يُعرف بالأزموميتر *osmometer* والذي فيه يتم الفصل بين طورين (نظامين) بواسطة غشاء إختياري النفاذية. دعنا نتخيل أن الماء دون المذاب مثل السكر يمكنه النفاذ (المرور) عبر الغشاء، فقد وضعنا ماء نقي في الوعاء A ومحلول سكرور في الوعاء B (شكل ٢ - ٤) الماء النقي يقال عنه انه محلول ناقص التركيز *hypotonic* (أى محلول له قوة أقل *low tonicity*، أو محلول أقل مذاب) بالنسبة لمحلول السكرور. وبالعكس بالنسبة للمحلول السكرى يعتبر محلول زائد التركيز *hypertonic* (أى له قوة أكبر، أو أكثر مذاباً) بالنسبة للماء النقي الموجود بالوعاء A. ولما كان الغشاء منفذاً للماء، فإن الماء له حرية الانتقال من وإلى كل وعاء. إلا أنه في البداية يكون معدل تحرك الماء إلى الوعاء B سيكون أعلى عن معدل تحرك الماء منه إلى الخارج لأن الجهد الكيميائى للماء النقي أعلى لاحتوائه على طاقة إنتقالية ذاتية أكثر (تحرك أكثر للجزيئات) عن ذلك لمحلول السكرور. وفي محلول السكرور بعض الماء يتعامل مع جزيئات المذاب وبالتالي يقل عدد جزيئات الماء الحر وبالتالي إنقاص أو تقليل للطاقة الانتقالية الذاتية لجزيئات الماء. وتحت هذه الظروف سوف يتراد الماء في الوعاء B. ومع تراكم الماء فإن محلول السكرور في الوعاء B سوف يخفف شيئاً فشيئاً، ويصاحب ذلك بالتالى انخفاض في معدل دخول الماء إلى الوعاء B وكلما تقدمت هذه العملية فسوف يقل بالتدرج الفرق بين جهد الماء النقي وذلك الذى يوجد في المحلول السكرى.

دعنا نفترض وجود « مكبس » (*piston*) في الوعاء B وبإضافة قوة دفع على هذا المكبس لوقف تدفق الماء إلى الوعاء B، تلك القوة اللازمة لا بد أن تساوى أقصى ضغط لوقف دخول الماء المحصور داخله المحلول السكرى. الضغط اللازم للمحلول لكى ينشأ زيادة في جهده الكيميائى عن ذلك للماء النقي يُسمى بالضغط الأزموزي *osmotic pressure*. والضغط الأزموزي للمحلول هو الضغط (الطاقة التى نفذت بعملية المحلول) اللازم عمله لوقف إنتشار الماء النقي إلى المحلول تحت ظروف الأزموزية المثالية. وبالتالي فإن الضغط الأزموزي ما هو إلا جهد حقيقى وفي المادة لا يصل أو يُقاس في الخلايا النباتية، وما هو إلا قياس غياب الطاقة اللازمة للشغل أو القدرة اللازمة لانسياب في الحالة الأزموزية المثالية.

على سبيل المثال محلول مولال *molal* من مادة غير متأينة *undissociated* في كأس عند

صفرهم ربما يقال عنه أن له ضغط أزموزى يساوى ٢٢,٤ ضغط جوى أو ٢٢,٧ بارز . والمحلل لا يظهر ضغط ولكن له طاقة أقل عن الماء النقى ، وكميته تتوقف على كمية المذاب فى حجم معين من الماء . والطاقة المفقودة خلال عملية المحلول يمكن تعويضها بإضافة طاقة خارجية بواسطة الكباس فى الأزمومتر أو بتدفق influx الماء إلى النظام المغلق مثل الخلية النباتية . ولذلك يستخدم علماء النبات إصطلاح الجهد الأزموزى osmotic potential . وفى العادة يرمز له بالرمز ψ لوصف غياب الطاقة فى المحلول الذى يرجع إلى كمية التعامل بين المذيب والمذاب بالمقارنة بالماء النقى تحت الظروف الأزموزية المثالية . وبالرجوع إلى علاقات الطاقة الحرة لجبس ، يمكننا استخدام العلاقة السالبة لقيمة الجهد الأزموزى لأن عملية الإذابة solvation process تتميز بالآتى

$$G_2 - G_1 = -\Delta G$$

حيث : G_2 = الحالة بعد الذوبان

G_1 = الحالة قبل الذوبان

وبالتالى فإن مولال moial من السكروز عند صفرهم له جهد أزموزى (- ٢٢,٤ ضغط جوى) أو (- ٢٢,٧ بارز) - تلك القيم الحقيقية قد حصل عليها Vant'Hoff الذى طبق معادلات قوانين الغازات على المحاليل والذى حسب الضغط الأزموزى للمحاليل بالتالى :

$$\Pi = \frac{N}{V} \times RT \text{ or } \Pi = CRT$$

حيث : Π = الجهد الأزموزى

N = عدد المولات

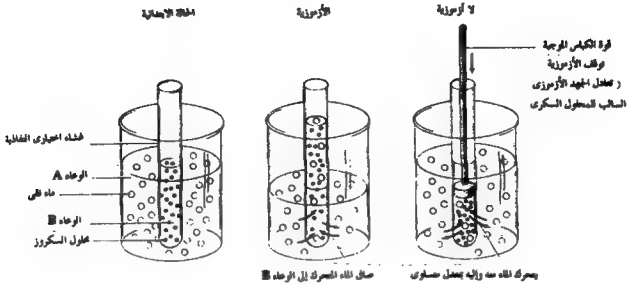
V = الحجم بالتر

R = الثابت الغازى

T = الحرارة المطلقة

$C = \frac{N}{V}$ = التركيز

والعلاقة السالبة أدخلت للدلالة عن الجهد الأزموزى لارتباطها بقوانين الديناميكية الحرارية .



شكل ٢ - ٤ : أزمومتر مملوء بالماء النقي في الوعاء A ومحلول السكر في الوعاء B .

وترجع أهمية الجهد الأزموزي إلى كونه يميز المحلول بطرق مختلفة ، فهو يدل على الضغط الأقصى (الضغط الأزموزي) الذى ينشأ لو سمح للمحلول للوصول إلى حالة الاتزان مع الماء النقي في النظام الأزموزي المثالي ، وله علاقة تناسبية مع كمية المذاب في المحلول وفي نقص الجهد الكيميائي (الطاقة الحرة الكلية) نتيجة للتعامل المتبادل بين المذيب والمذاب .

ضغط الامتلاء Turgor Pressure

الجدار الخلوي ذو الصلابة والتركيب الغير مطاط نسيماً ، يظف الخلية النباتية وغشائها البلازما الاختياري النفاذية . هذه الصفات القريدة للخلية النباتية تجعلها تمش دائماً تحت مدى واسع من التركيزات الأزموزية ، بعكس الخلية الحيوانية التي يمكنها أن تمش فقط في محاليل ذات تركيزات أزموزية مشابهة تماماً (سوي الأزموزية isotonic) أو قريبة من سوي الأزموزية لتلك التي تحتويها الخلية .

عند وضع الخلية النباتية في ماء نقي فإنها تنتفخ ولكنها لا تنفجر . وبسبب سالية الجهد الأزموزي لمحلول الفجوة (العصير الخلوي) فإن الماء يتحرك إلى الخلية ويسبب

دفع الغشاء البلازمي ناحية الجدار الخلوى . والكمية الحقيقية للضغط الذى ينشأ (أى أن الضغط هو المسئول عن دفع الغشاء ناحية الجدار الخلوى) يسمى « بضغط الامتلاء » "turgor pressure" . فالجدار الخلوى يصبح متصلباً ويظهر ضغطاً مساوياً ولكنه عكسى والذى نسميه « بضغط الجدار » "wall pressure" . ونتيجة لهذا التبادل الفعلى بين هذه القوى ، فإن الخلية النباتية تحت هذه الظروف يقال عنها أنها « منتفخة » "turgid" (ممتلئة) . وأول علامات نقص الماء سهلة الملاحظة فى النبات هو نقص امتلاء خلايا الورقة والذى يعطى للأوراق مظهر الذبول .

الجهد المائى Water Potential

الجهد الكيميائى هو الطاقة الحرة لكل مول (وزن جزيئى) لأى مادة فى النظام الكيميائى . وبالتالي فإن الجهد الكيميائى للمادة تحت ظروف ثابتة من الضغط والحرارة يعتمد على عدد مولات المادة الموجودة . وفى تناولنا لعلاقة النبات بالماء فنحن عادة ما نعبّر عن الجهد الكيميائى للماء « بالجهد المائى » (μ_w) . وعندما نستخدم اصطلاح الجهد المائى فنحن نعبّر عن الفرق بين الجهد الكيميائى للماء فى أى نقطة من النظام (μ_w) وذلك الجهد للماء النقى تحت الظروف المثلثية (μ_w°) ومن المعادلة التالية :

$$\psi_w = \mu_w - \mu_w^\circ = RT \ln \frac{e}{e^\circ}$$

يمكننا فى الحالة تقدير الجهد المائى . فى المعادلة (R) هى الثابت الغازى (erg/mole/degree) ، و T درجة الحرارة المطلقة (°K) ، و (e) الضغط البخارى للمحلول عند درجة الحرارة T ، (e°) ضغط البخار للماء النقى عند نفس درجة الحرارة الاصطلاح $RT \ln (e/e^\circ)$ يساوى صفر . يمكننا القول أن الماء النقى له جهد يساوى صفر . إلا أنه فى النظم الحيوية فإن (e/e°) بصفة عامة أقل من الصفر مما يجعل ($\ln(e/e^\circ)$) سالبة . وبالتالي فإن الجهد المائى فى النظم الحيوية فى العادة يعبر عنه بالكميات السالبة ، وبالتالي فإن الماء النقى الحر يمكن تعريفه بأن له جهد صفر ، وأى تخفيف من الماء مع المذاب له جهد أقل من الماء النقى ويعبر عنه بالأرقام السالبة . وبالإضافة إلى ذلك فإن الرقم السالب يعبر عن الطاقة الحرة لجس للفرق بين الماء النقى والمحاليل .

يمكننا التعبير عن كل من الجهود المائية والجهود الكيميائية بوحدات الطاقة ، إلا أنه من المناسب جداً عندما نتناول النظم الحيوية أن نعبر عن الجهود المائية بوحدات الضغط

(ضغط جوى أو بارز) . ويمكننا تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات الضغط بقسمة الجهد المائى على الحجم المائى الجزئى المولالى partial molal volume (V_w) :

$$\frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^0}}{V_w}$$

ووحدة المعادلة السابقة هي

$$\frac{\text{erg/mole}}{\text{cm}^3/\text{mole}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^3} = \text{dyne/cm}^2$$

$$\text{كل بار} = 0.987 \times 10^6 \text{ dynes/cm}^2$$

لو أذبنا مادة ، مثل السكر فى ماء نقى موضوع فى كأس ، فإن المحلول الناتج يكون له جهد أزموزى أقل (أكثر ساليباً) من ذلك للماء النقى . ولما كان هذا المحلول حر (ليس تحت ضغط مكبس أو جدار خلية) فإن ضغط الامتلاء turgor pressure يساوى صفر ، وبالتالى فإن $\psi_s = \psi_w$. ووجود المذاب يقلل الطاقة الحرة . وما هو مهم فى هذه الحالة هو نسبة جزيئات المذاب إلى جزيئات الماء . وإذا زاد المذاب فسوف ينشأ ساليب أكثر فى الأزموزية وبالتالى الجهد المائى . لو شيد نظام يسمح بتكوين ضغط امتلاء ، حيثئذ فإن كمية الضغط الموجبة التى تتولد لا بد من أنها تموض تأثير المذاب وتجعل جهد الماء أقل ساليبة من تلك للجهد الأزموزى .

ولو وضعنا كلاً من المحلول والماء النقى تحت ضغط متساو ، فإن تأثير الضغط الذى فرض imposed pressure يتساوى فى كميته لكلا النظامين . على سبيل المثال ، لو وضع كل من النظامين تحت ضغط (كما هو الحال فى الأزمومتر) ٦ بارز ، فحيثئذ يكون الجهد المائى لكلا النظامين سوف يصبح أقل ساليبة بـ ٦ بارز . وفى الحقيقة فإن الماء النقى سوف ينتج جهد مائى موجب .

العلاقة بين الكميات الأزموزية Relationship of Osmotic Quantities

سوف تساعد الحالات المقترضة التالية فى توضيح العلاقة بين الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الامتلاء . إذا كان المحلول B له جهد مائى (ψ_w) يساوى ٣٠ بارز ، وجهد الأزموزى (ψ_s) يساوى - ٣٠ بارز ، أما ضغط الامتلاء يساوى صفر لأن المحلول موضوع داخل غشاء غير مرن (غير مطاط) والذى يسمح

بنفاذ الماء فقط . وبسبب عدم وجود ضغط امتلاء في هذا النظام ، فإن الجهد المائي يساوى الجهد الأزموزى ($\psi_w - \psi_s$) . هذا النظام غُمس في محلول A ذى جهد أزموزى يساوى - ١٠ بارز (شكل ٢ - ٥) . ضغط الامتلاء للمحلول A يساوى صفر لأن المحلول غير محصور (حر) ، وبالتالي فإن الجهد المائي والجهد الأزموزى متساويان . وكما هو موضح في شكل ٢ - ٥ ، فإن الجهد المائي للمحلول A أقل سالبية من الجهد المائي للمحلول B . وبالتالي فإن التدرج في الطاقة ينشأ من محلول A إلى محلول B ويكون محصلة ذلك تدفق الماء من محلول A إلى B أو من المحلول ذى الجهد المائي الأقل سالبية إلى المحلول ذى الجهد المائي الأكثر سالبية . وبطريقة أخرى يمكن التعبير عن الانتقال الفعلي للماء في هذا المثال أن الماء يتحرك عبر تدرج الطاقة الحرة أو ناحية الانحدار في الطاقة energetically downhill .

ولما كان المحلول B محبوس داخل غشاء غير مرن (غير قابل للمطاط) فينشأ عن ذلك ضغط امتلاء ، والاتزان سوف يصل بين النظامين مع دخول كمية صغيرة فقط من الماء إلى المحلول الداخلى . وضغط الامتلاء الحقيقى (ψ_p) الذى ينشأ في المحلول الداخلى سوف يكون ٢٠ بارز وسوف يضاد بـ ٢٠ بارز للجهد الأزموزى . والضغط الجدارى عند هذه النقطة سوف يكون أيضاً ٢٠ بارز . وبما أن الجهد المائي للمحلول B أقل سالبية بكمية الضغط الواقع عليه ، فإن الجهد للمحلول الداخلى لا بد أن يصبح أقل سالبية بـ ٢٠ بارز ، وبالتالي يساوى الجهد المائي للمحلول الخارجى . وهنا يمكننا تلخيص ذلك بصفة عامة أنه عندما يكون هناك محلولين مائين منفصلين عن بعضهما بغشاء منفذ للماء فقط فإن جهدى الماء سوف يميلان إلى الاتزان ، ومع الشرح السالف فإنه يمكن أن نستنتج :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

إفترض واحد ذكر هنا ، أن الجهد الأزموزى لا يتغير ، هذا الافتراض قد بنى على أساس تلك الملاحظات في الخلايا أو في المحاليل المحبوسة داخل أغشية أو جدر غير مرنة نسبياً ، والماء المكسب أو المفقود غير كاف لتخفيف أو تركيز المحلول وبالتالي لا ينقص أو يزيد الجهد الأزموزى . والعكس صحيح لضغط الامتلاء ، فهو يتأثر بالتغير الطفيف في تركيز المحلول .

وفي الحقيقة بمجرد عبور الماء خلال الغشاء بالأزموزية إلى الخلية ، ففى العادة سوف يلاقى بعض المقاومة من المركبات الأخرى ، وهذا العامل يعرف بجهد

الحشوة « ψ_m » "matric potential". وجهد الحشوة ربما يمكن تعريفه بأنه الفقد في الطاقة « بالنسبة للماء النقي » عند دخول وانتشار الماء وتعامله مع مركبات أخرى في وسط الانتشار ، والعلاقة بين كل الكميات الأزموزية حينئذ تكون كما يلي :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$$

ولما كان ψ_m غير مناسب وصعب قياسه في النظم الأزموزية لذلك يمكن إعتباره غير ذى قيمة عند معالجة مشكلات الأزموزية في الخلايا النباتية . وكما سترى فيما بعد فإن جهد الحشوة هام لعمليات التشرب .

من المعادلات السابقة يمكن أن نرى أنه عندما يساوى ضغط الامتلاء (ψ_p) (في العدد وليس في العلامة) الجهد الأزموزى (ψ_s) للمحلول ، فإن الجهد المائى لهذا المحلول يساوى صفر .

لو أن هناك محلول مائى له جهد أزموزى يساوى - ١٠ بارز محصور داخل غشاء غير مطاط ونغمس في ماء نقي ($\psi_w = 0$) ، وضغط الامتلاء = ١٠ بارز والذي يصل إليه في المحلول الداخلى عندما يصل كلا النظامين إلى حالة الاتزان ، أى أنه عند الاتزان فإن الجهد المائى للمحلول الداخلى سوف يصبح صفر .

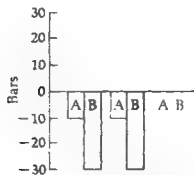
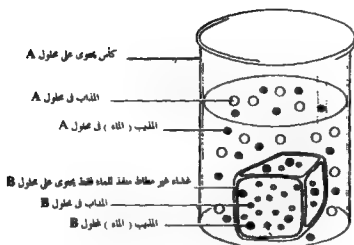
الحالة الابتدائية Initial State: $-10 = -10 + 0$

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

حالة الاتزان Equilibrium: $0 = -10 + 10$

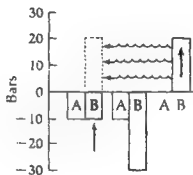
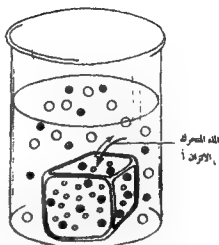
وفي هذا المثال ، فقد افترضنا إستخدام حالة فيها المحلول محكم بغشاء غير مرن . إلا أن جدار الخلية النباتية مرن إلى حد ما ، وزيادة معينة في الحجم تنتج عندما تصبح الخلية الرخوة في حالة امتلاء كامل ، ويصاحب هذه الزيادة في الحجم بالتالى إنتقاص في الجهد الأزموزى للمصير بسبب التخفيف الذى حدث للمصير الخلوى . إلا أن المعادلة $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ ما زالت صحيحة ودقيقة بسبب إتزان الجهود المائية . شكل ٢ - ٦ يوضح التغيرات التى تحدث عندما تأخذ الخلية الماء . وفي الخلية الرخوة ($\psi_p = 0$) cell ، والجهد الأزموزى للمصير الخلوى يساوى جهدها المائى . ولو وضعت هذه الخلية في ماء نقي ، فإن الماء يتحرك إلى الخلية ، مسبباً زيادة في ضغط الامتلاء ، وبالتالي بسبب إنسلاط وامتطاط للجدار الخلوى . ومع زيادة حجم الخلية (التى تحدث نتيجة انسلاط جدار الخلية) سوف ينتج تخفيف وبالتالي نقص في الجهد الأزموزى للمصير

الحالة الابتدائية



	ψ_w	ψ_s	ψ_p
Solution A (bars)	-10	-10	0
Solution B (bars)	-30	-30	0

الاتزان



	ψ_w	ψ_s	ψ_p
Solution A (bars)	-10	-10	0
Solution B (bars)	-10	-30	20

الجهد المائي للمحلول B = الجهد المائي للمحلول A

$$\begin{aligned} \psi_w &= \psi_s + \psi_p & \text{في} & \quad \psi_w = \psi_s + \psi_p \\ -10 &= -10 + 0 & \text{في} & \quad -30 = -30 + 0 \\ -10 &= -10 & \text{في} & \quad -30 = -30 \\ -10 & & \text{في} & \quad -30 \end{aligned}$$

الحالة الابتدائية

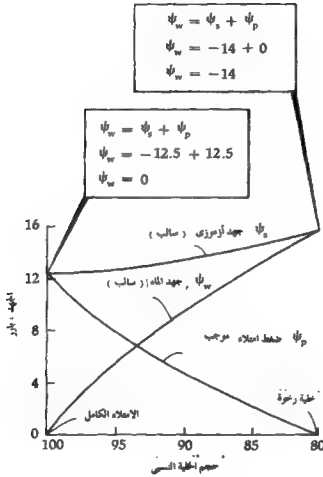
الجهد المائي للمحلول B = الجهد المائي للمحلول A

$$\begin{aligned} \psi_w &= \psi_s + \psi_p & = & \quad \psi_w = \psi_s + \psi_p \\ -10 &= -10 + 0 & = & \quad -10 = -30 + (\\ -10 &= -10 & = & \quad -10 = -10 \\ -10 & & = & \quad -10 \end{aligned}$$

الاتزان

شكل ٢ - ٥ : العلاقة بين الجهد المائي ، والجهد الأزموزي وجهد الضغط (ضغط الامتلاء) - الجهد المائي للمحلولين A ، B ، ومساويان عند الاتزان .

الخلوى . وعند النقطة التى يكون فيها الجهد الأزموزى يساوى ولكنه معاكس له فى العلامة لضغط الامتلاء ، والجهد المائى يساوى صفر ، فإن الخلية يقال عنها أنها قد وصلت إلى أقصى امتلاء ، ولا تحدث أى زيادة فى حجم الخلية عند هذه النقطة .



شكل ٢ - ٦ : التغيرات التى تحدث عندما تحصل الخلية النباتية على الماء . وعندما يتساوى كل من الجهد الأزموزى وضغط الامتلاء فى الكمية ولكن عكساً فى العلامة ، فإن الجهد المائى للمعبر الخلوى يكون صفر .

الجلزمة Plasmolysis

عندما نضع خلية نباتية حية فى محلول ذى جهد أزموزى مماثل لذلك الذى يوجد فى المعبر الخلوى (أى محلول سوى الأزموزية isotonic solution) فإن مظهر الخلية يظل كما هو عادى من جميع الوجوه . ولكن إذا كان الجهد المائى (ψ_w) للمحلول المحيط

بالخلية أقل سالية لما هو موجود في العصير الخلوى (أقل تركيز hypotonic) أو أكثر سالية عن ذلك للعصير الخلوى (أعلى تركيز hypertonic) فإنه يمكن لنا أن نلاحظ تفورات عديدة في تركيب الخلية . على سبيل المثال لو غمس نسيج من بشرة أوراق نبات الراؤو (Rhoeo) أو الزبرينا^(١) (Zebrina) في محلول أعلى تركيز من السكروز فإننا نلاحظ أن الغشاء البلازمي يُجذب بعيداً عن الجدار الخلوى ، ويمكننا ملاحظة ذلك بسهولة بسبب صبغات العصير الخلوى لخلايا الورقة لهذه النباتات .

دعنا نتفحص في تفصيل مقتضب ما الذى يحدث في هذه الحالة . أولاً فإن الماء داخل الخلية له طاقة حرة أعلى وأيضاً ميولاً أعلى للانسحاب للخارج . ثانياً أن الخلية والأغشية الفجوية عملياً غير منفذة للسكروز ولكنها تستطيع إنفاذ الماء . ثالثاً أن الجدار الخلوى يسمح عملياً بنفاذ كل من السكروز والماء بحرية كاملة . ونتيجة لذلك فإن الماء ينتقل من الفجوة العصارية للخلية ثم إلى المحلول الخارجى ، والماء ينتقل من منطقة جهدها المائى أقل سالية (عالى) إلى منطقة أكثر سالية (منخفض) في جهدها المائى . هذا التحرك للماء يسبب نقص في الإمتلاء وإنكماش في الفجوة وجذب للغشاء الخلوى بعيداً عن جدار الخلية . « والبزمة الأولية » «Incipient Plasmolysis» ما هى إلا ابتداء جذب لهذه الأغشية بعيداً عن الجدار الخلوى . عند هذه النقطة فإن ضغط الإمتلاء يساوى صفر . ولواستمرت هذه العملية فإن هناك ميل للجدار الخلوى للجذب ناحية السيتوبلازم وذلك بسبب صفات الماء الإلتصاقية اللاصقة بين الجدار الخلوى والغشاء البلازمي ، ويقال عن هذه الخلية أنها تحت توتر (إجهاد under tension) ، وضغط الإمتلاء يصبح سالباً ، وبالتالي فإن القوى التى تربط الغشاء البلازمي سوف تصبح أكبر من تلك القوى التى تربط بين جزيئات الماء في الجدار الخلوى . والبزمة الكاملة تنتج بالشد الكامل للغشاء البلازمي بعيداً عن الجدار الخلوى . ولو أن البزمة غير شديدة (غير ممتة) وبالرغم من ذلك فإن الخلايا المبلزمة يمكنها الشفاء من هذه البزمة (عكس البزمة deplasmolyzed) ، وهذا يعنى لو أن الخلية التى حدث بها بلزمة (بالطبع بلزمة غير ممتة) قد وضعت في محلول (أقل تركيز hypotonic) فإنها تستعيد امتلائها .

وتنتج حالة مخالفة لو أن الخلية النباتية الحية قد وضعت في محلول أقل تركيز عن العصير الخلوى . في هذه الحالة فإن الماء يتحرك من منطقة جهدها المائى أقل سالية (المحلول

(١) يصلح لذلك أى نبات آخر يعصره الخلوى على صبغات ذائبة مثل أبشرة بتلات زهرة الجيرانيوم

الخارجي) إلى منطقة جهدها المائي أكثر سالبية (العصور الخلوي) وسوف يدخل الماء إلى الخلية وبسبب زيادة في امتلائها . ولما كان الجدار الخلوي مرن إلى درجة ما فإن حجم الخلية سوف يزداد قليلاً . كما أن ضغط الامتلاء للجدار الخلوي سوف يزداد بالطبع . وبسبب أن الزيادة في حجم الخلية في المحلول الأقل تركيزاً بوجه عام قليلة جداً ، لذلك فمن الصعب ملاحظة أى اختلاف في المظهر بين الخلية النباتية الموضوعة في المحلول السوي التركيز والخلية النباتية الموضوعة في المحلول الأقل تركيزاً .

الأزموزية بين الخلايا Osmosis Between Cells

دعنا نتخيل خليتين ملتصقتين وعميتين من أى بحر ، والعصور الخلوي للخلية A ذى جهد أزموزي (- ١٤ بارز) وضغط امتلاء (٤ بارز) ، أما الخلية B فهي ذات جهد مائي (- ١٦ بارز) وجهد أزموزي (- ٢٤ بارز) - والحالة النهائية لكل خلية يمكن التعبير عنها : $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ وملخصة في شكل ٢ - ٧ .

والنقطة الهامة هي أنه طالما أن كلاً من محلولي الخليتين متصلان فإن الجهود المائية لكل منهما تميلان إلى الوصول إلى حالة الاتزان ، مع التحول في ضغط الامتلاء . والماء حينئذ يتدفق من الخلية A إلى الخلية B أو من المحلول الخلوي للـ ψ_s الذى هو (- ١٠ بارز) إلى (- ١٦ بارز) . وفي هذا النوع من المشكلات فنحن نفترض أن التغير في الحجم غير كاف لإحداث تغير في الجهد الأزموزي وبالرغم من ذلك لا يكون ذلك صحيحاً تماماً ، ونستطيع أن نستخدم حساب تقريبي للحالة الأزموزية بين الخليتين لكي نتكهن باتجاه الأزموزية .

قياسات الجهد الأزموزي Osmotic Potential Measurements

نقطة الغليان boiling point لأى محلول مائي أعلى من الماء النقي ، والضغط البخاري vapor pressure للماء في المحلول أقل من ذلك في الماء النقي ، والمحلول يتجمد على درجات حرارة أقل (إنخفاض نقطة التجمد freezing point depression) ، وتسمى تلك العوامل بالصفات المجمعة Colligative Properties للمحاليل حيث تكون ذات علاقات متبادلة ، والملى الذى يتأثر به عامل يتناسب مباشرة مع عدد الجزيئات المذابة (الجزيئات أو الأيونات) الموجودة في المحلول . وبالتالي فإن قياس أحد هذه العوامل يكون قياساً غير مباشر للجهد الأزموزي وذلك لأنه أحد الصفات المجمعة للمحاليل . وعلى العموم نحن

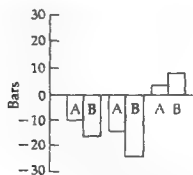
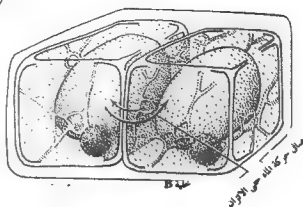
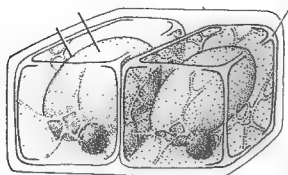
الحالة الابتدائية

الانحناء

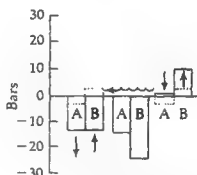
المصير الجوى داخل القدر

مائع المحجر

غشاء اصغوى التفاديه



		ψ_w	ψ_s	ψ_p
خلية A	Cell A (bars)	-10	-14	4
خلية B	Cell B (bars)	-16	-24	8



		ψ_w	ψ_s	ψ_p
		-13	-14	1
		-13	-24	11

الجهود المائى للخلية A

أو

الجهود المائى للخلية B

$$\begin{aligned} \psi_w &= \psi_s + \psi_p & \text{أو} & \quad \psi_w = \psi_s + \psi_p \\ -10 &= -14 + (+4) & \text{أو} & \quad -16 = -24 + (+8) \\ -10 &= -10 & \text{أو} & \quad -16 = -16 \\ -10 & & \text{أو} & \quad -16 \end{aligned}$$

الحالة الابتدائية

الجهود المائى للخلية A

=

الجهود المائى للخلية B

$$\begin{aligned} \psi_w &= \psi_s + \psi_p & \text{أو} & \quad \psi_w = \psi_s + \psi_p \\ -13 &= -14 + (+1) & \text{أو} & \quad -13 = -24 + (+11) \\ -13 &= -13 & \text{أو} & \quad -13 = -13 \\ -13 & & \text{أو} & \quad -13 \end{aligned}$$

الانحناء

شكل ٢ - ٧ : العلاقات النظرية للجهود المائية ، والجهود الأزموزية ، وجهود الضغط بين الخلايا المتجاورة قبل وبعد الإنحناء ، مع الافتراض بأن الخلايا لا تنحرف ولا يوجد تأثير ملموس للتغير في الحجم يؤثر على الجهود الأزموزية .

لا نستخدم نقطة الغليان المرتفعة boiling point elevation لقياس الجهد الأزموزي للعصير الخلوي . ومع ذلك فيمكننا قياس الضغط البخاري المتناقص ، ونقطة التجمد المنخفضة للعصير النباتي مع درجة من الدقة المعقولة . على سبيل المثال نظرية نقطة التجمد المنخفضة لكل مولال محلول يحتوي على مذاب غير متأين له نقطة تجمد منخفضة تساوي - ١,٨٦°م والجهد الأزموزي النظري يكون - ٢٢,٧ بارز (- ٢٢,٤ ضغط جوى) ويمكننا الحصول على معادلة تربط بين هذين العاملين (نقطة التجمد المنخفضة والجهد الأزموزي) وفي إمكاننا استخدام هذه المعادلة لتحديد الجهد الأزموزي للمحلول الغير معروف تركيزه وبالتالي :

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times \Delta_{ip}}{-1.86}$$

ففي هذه المعادلة فإن Δ تتوقف على ملاحظة نقطة التجمد المنخفضة للمحلول الغير معروف ، ولو افترضنا مثلاً أن عصير ما للنبات له نقطة تجمد منخفضة تساوي ١,٣٩٥ فإن الجهد الأزموزي لهذا المحلول لا بد أن تكون

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times -1.395}{1.86} = -17.025 \text{ bars}$$

تقدير الجهد الأزموزي للمحلول بواسطة تقدير نقطة تجمده تسمى « الكريسكوبية »^(١) cryoscopy (أى الاختبار البارد) أما إجراء هذه الخطوات فتعرف بالطريقة الباردة . cryoscopic method

والطريقة الأقل جهداً لتقدير الجهد الأزموزي لمحتوى الخلية يمكن عملها بظاهرة البلزمة حيث تخضر سلسلة متدرجة من المحاليل تغطي مدى معين من الجهود الأزموزية (جهود مائية) ، حيث يحضر عادة مثل هذه المحاليل من السكروز والتي فيها بعض المحاليل أقل تركيزاً والبعض الآخر أكثر تركيزاً بالنسبة للخلايا المراد معاملتها . ثم توضع شرائط من الأنسجة النباتية ويفضل الأنسجة المحتوية على الأنثويانين في كل محلول على حدة وبعد فترة (حوالى ٣٠ دقيقة يتم فحصها تحت الميكروسكوب . وبفحص شرائط الأنسجة من المحاليل المختلفة سوف توضح بعضها أن جميع خلايا النسيج إما منتفخة (ممتلئة) ، أما في بعضها الآخر فسوف تكون معظم الخلايا تقريباً مبلزمة (طبقاً لتركيز المحلول التي وضعت فيه) ، أما في بعضها الآخر فستكون حوالى ٥٠٪ من الخلايا في حالة بلزمة خفيفة ، وفي

(١) cryo كلمة يونانية تعنى البارد ،scopy كلمة يونانية تعنى الاختبار .

تلك الخلايا ذات البلزمة الخفيفة سيكون ضغط الامتلاء للخلية يساوى الصفر وأن الجهد الأزموزى لمحتوى الخلية يساوى الجهد المائى للخلية وللجهد المائى والجهد الأزموزى للمحلول الخارجى .

قياسات الجهد المائى Water Potential Measurements

الجهد المائى هو مجموع جميع الكميات الأزموزية ، وهو الأكثر شيوعاً فى تقدير الأزموزية فى النبات وأسهل الكميات الأزموزية قياساً . وسوف نتناول الآن أكثر الطرق المستخدمة شيوعاً لتقدير الجهد المائى لخلايا وأعضاء النبات .

الطريقة الحجمية Volume Method

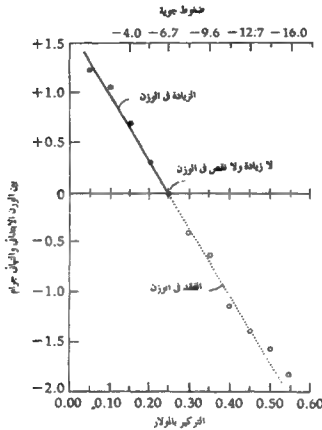
هذه الطريقة مبنية على التغيرات التى تحدث فى الاتجاه المستقيم للأنسجة عند وضعها فى محاليل ذات جهود أزموزية مختلفة . عند وضع المحاليل فى كأس ، فلا يوجد ضغط امتلاء لأن المحاليل غير « محبوسة » وبالتالى فإن $\psi_w = \psi_s$ ، وهذه الحالة لا تنطبق على الخلايا النباتية . وشرائط طويلة من أنسجة الجذر أو الثمرة أو الورقة طولها يتراوح ما بين ٣ سم إلى ٤ سم ولها نفس العرض تقاس بدقة ثم توضع فى سلسلة متدرجة من التركيزات المختلفة من محاليل السكرز لمدة ساعة تقريباً ، ثم تُرفع من هذه المحاليل ويُعاد قياسها . والتغير فى الطول يمكن رسمه بالنسبة للجهد الأزموزى المعروف للمحلول . والجهد المائى للمحلول ($\psi_w = \psi_s + 0$) والذى فيه النسيج لا يتغير فى الطول هو نفسه مساوى للجهد المائى للنسيج ($\psi_w = \psi_s + ?$) .

الطريقة المخالية « الوزنية » Gravimetric Method

هذه الطريقة التى تتشابه مع الطريقة الحجمية ، تشتمل على وضع النسيج النباتى السابق وزنه (إسطوانات من درنات البطاطس على سبيل المثال) فى سلسلة متدرجة من محاليل السكرز ، أو مركب أزموتيكى osmoticum آخر (أى له نشاط أزموزى) عند جهد أزموزى معروف ($\psi_w = \psi_s + \psi_{\pi}$; $\psi_{\pi} = 0$) (أنظر شكل ٢ - ٨) .

تخضن العينات المحضرة من الأنسجة لمدة سبق تحديدها فى المحاليل ، ثم ترفع من المحاليل ويُعاد وزنها . والوزن الزيادة أو المفقود يُرسم على رسم يبين بالنسبة للجهد المائى ($\psi_w = \psi_s$) لكل محلول . وعند توصيل تلك النقاط فإنها تقطع الإحداثى الأفقى

(إحداثى السينات) في نقطة (نقطة الصفر) فإن ذلك يبين الجهد المائي للأنسجة عند وزن الصفر (لا زيادة ولا نقصان) والجهد المائي للمحلول المناظر لنقطة التقابل يساوى ذلك للنسيج .



شكل ٢ - ٨ : النتائج المفترضة لقياسات الجهد المائي لاسطوانات البطاطس .

طريقة شارداكوف أو طريقة النقطة الساقطة

Chardakov's, or Falling Drop, Method

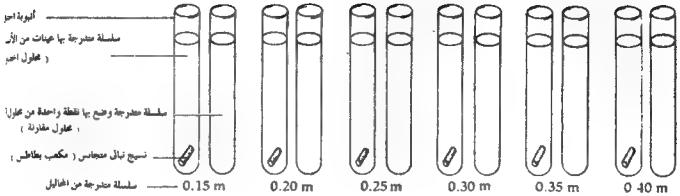
تُحضّر سلسلة متفرجة من محاليل السكر (تتراوح بين ١٥، إلى ٥٠، مولال بزيادة متصاعدة ٥،٠ مولال) . ثم يوضع كل تركيز في أنبوتى إختبار فيصير لدينا سلسلتان متفرجتان (أنظر شكل ٢ - ٩) . في إحدى السلسلتين يوضع النسيج المتبقي المتجانس في كل تركيز من هذه السلسلة وهى السلسلة الاختبارية ، أما السلسلة الثانية

المقابلة في تركيزاتها للسلسلة الأولى فيوضع بكل منها نقطة مخففة من صبغة أزرق الميثيلين (ولا يوضع بها أى نسيج نباتي) ثم ترج لمزج الصبغة بمحتوياتها من محلول السكرورز تلك الصبغة المضافة لا تغير كثيراً من الجهد الأزموزي (وتسمى تلك السلسلة بسلسلة المقارنة) .

تحتضن سلسلة الاختبار المحتوية على النسيج النباتي لمدة ١٥ إلى ٣٠ دقيقة ثم يُنزع منها بعد ذلك النسيج النباتي ، ومدة التحضين هذه كافية لإحداث تغير في المحلول الخارجى ولا يجب الوصول إلى حالة الاتزان . ثم تؤخذ نقطة من محلول المقارنة الذى يحتوى على صبغة أزرق الميثيلين وتوضع بهدوء شديد في منتصف السلسلة الاختبارية في التركيز المقابل لها من تلك السلسلة والمشاها لها قبل بداية التجربة . لو صعدت تلك النقطة إلى أعلى في المحلول الاختبارى ، فهذا يعنى أن النقطة أخف والمحلل المحضن (الاختبارى) أكثر تركيزاً ، أى أن ماء هذا المحلول الخارجى قد دخل إلى الأنسجة النباتية تاركاً السكرورز الذى يزداد تركيزه بالطبع . وبالعكس لو أن تلك النقطة سقطت إلى أسفل قاع الأنبوبة فإن ذلك يدل على أن المحلول الاختبارى أخف ، أى أن ماء الأنسجة النباتية قد خرج إلى هذا المحلول مما أدى إلى تخفيف هذا المحلول . وفي هذه الحالة الأخيرة فإن الجهد المائى للمحلول الابتدائى يكون أكثر سالبية عن ذلك للنسيج ، وبالتالي لو أن كثافة النقطة من محلول المضاف إليه أزرق الميثيلين مشابهة للمحلول الاختبارى فإن النقطة لا تصعد ولا تسقط وإنما تظل في مكانها ثم تنتشر في نفس المكان الذى وضعت فيه . عند هذه النقطة (التى تسمى بالنقطة اللاغية *null point*) فإن الجهد المائى للنسيج والمحلل الذى وضعت فيه متساويان .

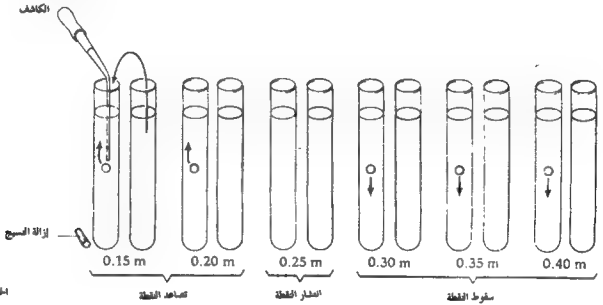
ومن الممكن تقدير التغير في المحلول باستخدام الرفركتوميتر (طريقة الرفركتوميتر) بدلاً من نقطة السقوط . ويُستخدم الرفركتوميتر لقياس التغير المباشر في التركيز الذى يحدث عقب عملية التحضين . وعدم التغير في التركيز يدل بالطبع على أن المحلول له نفس الجهد المائى لذلك الذى يوجد في خلايا الأنسجة . وهذه الطريقة بالطبع لا تحتاج إلى سلسلة المقارنة أى سلسلة المحاليل المضاف إليها أزرق الميثيلين . كما أن الخطأ التجريبي ودقة العمل بطريقة الرفركتوميتر أفضل بكثير عن طريقة النقطة الساقطة إلا أن الرفركتوميتر غير ميسور دائماً .

خطوة ١ - حذر سلسلة الانعزالية والمقارنة



خطوة ٢ - تحضير السلسلة لمدة ١٥ إلى ٣٠ دقيقة

خطوة ٣ - إزالة النسيج وإدخال النقطة إلى محلول الانعزال



الخطوة ٤ - لاحظ



الاستنتاجات حول الجهد المائي

شكل ٢ - ٩ : طريقة شاردافوف أو طريقة النقطة الساقطة . تساعد النقطة في المحلول الكاشف تدل على أن المحلول الكاشف أصبح أكثر كثافة عن قربه . إنتشر الماء من المحلول إلى الأنسجة ، والتي كانت في البداية لها جهد مائي أكثر سالية (...) . والعكس صحيح عند سقوط النقطة في المحلول الكاشف إلى أسفل الأنبوبة . وانتشار النقطة في المحلول الكاشف دون تصاعد أو سقوط يدل على أنه لم يحدث تغير بالنسبة للماء داخل النسيج أو خارجه وبالتالي فإن الجهد المائي للنسيج مساوي للجهد المائي للمحلول .

طريقة الضغط البخارى (أو طريقة سيكرومتر الازدواج الحرارى)

Vapor Pressure (Thermocouple Psychrometer) Method

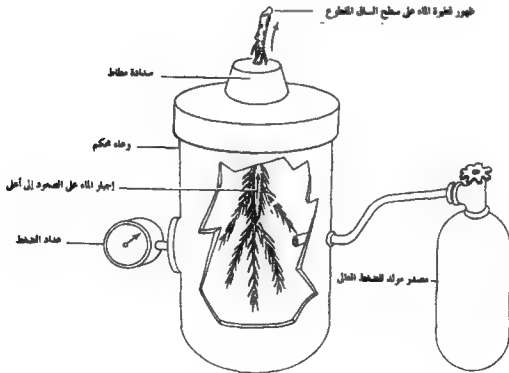
هذه الطريقة مبنية على أساس أن النسيج لا يحصل أو يفقد الماء إلى الجو عندما يكون الضغط البخارى للهواء مناظراً لجهد الماء فى النسيج . ومن الأجهزة الأكثر شيوعاً لقياس الرطوبة داخل الحجرات المغلقة التى تحتوى على لاثين من المزدوج الحرارى two thermocouple المتصلة . واحدة منها يُترك فى درجة حرارة الهواء فى الحجرة ، أما الأخر فيبرد بسرعة عندما يمر تيار ضعيف خلال الموصلين . وسوف تتكثف الرطوبة الموجودة فى هواء الحجرة على المزدوج الحرارى البارد . لذلك فسوف يعمل الانخفاض فى الرطوبة كعمل « الفقاعة المبتلة » "wet bulb" . والجهد المائى للهواء فى الحجرة يساوى الفرق بين درجة حرارة « الفقاعة المبتلة » وتلك للمزدوج الحرارى .

تنزع أقراص من الأوراق وتوضع فى حجرة الجهاز لمدة تقترب من ٢٠ دقيقة حتى الاتزان . ثم تقدر الرطوبة النسبية المتزنة مع الحجرة وتقدر درجة حرارة الغرفة وحرارة الفقاعة الجافة مطروحاً منها حرارة الفقاعة الرطبة وتسجل تلك النتائج . ثم تصحح النتائج إلى ٢٥° م ويقدر الجهد المائى من رسوم بيانية معيارية (من جداول المعايير) والرسوم البيانية المعيارية لازمة لكل حجرة سيكرومترية وفى العادة تُجرى تلك الرسوم بأخذ قياسات للماء المقطر ، ١ مولال « ص كل » وكل قراءة تُعدّل إلى ٢٥° م وتوقع النتائج كقراءات بالميكروفولت على المحور الأفقى والجهد المائى على المحور الرأسى . وعلى سبيل المثال ، الماء المقطر يساوى صفر جهد مائى ، واحد مولال « ص كل » يساوى - ٤٦,٤ ملارز عند درجة ٢٥° م .

قنبلة الضغط Pressure Bomb

قنبلة الضغط عبارة عن وسيلة تُستخدم لتقدير الإجهاد الرطوبى النباتى والجهد المائى لفرع نبات مرق ، وهى مبنية على الافتراض بأن عمود الماء فى النبات فى العادة يقع دائماً تحت إجهاد أو توتر وذلك بسبب الشد الناشئ عن التأثير الأزموزى (جهد مائى) لخلايا الأوراق النباتية (أنظر شكل ٢ - ١٠) . فلو أن التوتر على فإن الجهد المائى لخلايا الورقة سوف يكون سالباً للغاية . وعند قطع الساق يقطع معه عمود الماء ، وبسبب أن ذلك العمود يقع تحت إجهاد أو توتر فإنه يتراجع داخل أنسجة الفرع المقطوع فى إتجاه الأوراق . يوضع هذا الفرع المقطوع فى الحجرة (كما هو موضح

بالشكل) على أن يُطل طرفه المقطوع خارج الحجرة عن طريق السداة . يزداد الضغط بالتدريج داخل الحجرة عن طريق مصدر مولد للضغط فينشأ عن ذلك ضغط داخل الحجرة وأيضاً حول أوراق الفرع بداخله وتعمل هذه القوة على دفع عمود الماء داخل الفرع إلى السطح المقطوع . يسجل الضغط بكل دقة في هذه الحالة أى عند وصول قطرة ماء على سطح الفرع المقطوع . والضغط اللازم لإجبار الماء للظهور على السطح المقطوع يساوى « الإجهاد أو التوتر » ولكن بعلاقة عكسية لعمود الماء عند زمن القطع . ولو أن ضغط منخفض كافٍ لإجبار الماء على الصعود على السطح المقطوع للفرع ، فإن الخلايا الحية خاصة الورقية لها جهد مائى سالب ضعيف ، والفرع يكون تحت إجهاد رطوى منخفض نسبياً . ولكن إذا لزم ضغط عالى لإجبار الماء إلى الظهور على السطح المقطوع فإن الإجهاد الرطوى يكون كبيراً نسبياً وذلك بسبب الجهود المائية السالبة جداً لخلايا الورقة .



شكل ٢ - ١٠ : قبلية الضغط تستخدم لقياس الجهود المائية أو الإجهاد الرطوى النباتى . عند قطع فرع موزق فإن الماء الذى يكون تحت إجهاد أو توتر يرجع من السطح المقطوع . والضغط اللازم لإجبار هذا الماء إلى الظهور على السطح المقطوع يساوى متوسط الجهود المائية للأوراق .

التشرب Imbibition

يُعتبر التشرب إحدى صور انتشار الماء في النبات ، وكما هو الحال في الأزموزية فإن التشرب يمكن إعتباره نوعاً خاصاً من الانتشار ، حيث أن محصلة تحرك الماء يكون على طول تدرج الانتشار ، إلا أنه في حالة التشرب توجد المواد الإدمصاصية . فعند وضع المادة الجافة للنبات في الماء فيظهر انتفاخ ملحوظ يأخذ طريقه وبالتالي زيادة في الحجم ^(١) . والشخص الذى له خبرة يلاحظ ذلك أن حلق الباب أو الشباك (الحزام الخشبي المثبت في الحائط) الذى يوضع لفترة طويلة في جو مشبع بالرطوبة ، فالخشب الجاف عملياً يعتبر مادة مدمصة جيدة .

ويمكن أن ينشأ ضغط هائل لو أن المادة الإدمصاصية تُحبس داخل حيز ثم يسمح لها بتشرب الماء . فعلى سبيل المثال « خابور » الخشب الجاف الذى يوضع في حفر صغيرة الحجم بين الصخور في الجبال ثم يُسقى بالماء فينتج عن ذلك ضغط هائل يؤدي إلى تكسير الصخور . وفي الحقيقة هذه الصورة لتقطيع الأحجار كانت تُستخدم في الماضي ^(٢)

العوامل اللازمة للتشرب Conditions Necessary for Imbibition

هناك حالتان لازمتان لكي يحدث التشرب : (١) تدرج الجهد المائى لا بد أن يقع بين سطح المادة الإدمصاصية والسائل المتشرب ، (٢) لا بد أن توجد قابلية امتزاجية certain affinity بين مكونات المادة الإدمصاصية والمادة المتشربة .

تظهر مواد النبات الجافة سلبية حادة جداً للجهود المائية . على سبيل المثال بعض البذور الجافة قد أظهرت جهد مائى يساوى - ٩٠٠ بارز ، وبالتالي عند وضع هذه المادة في ماء نقى فينشأ إغمدار شديد في تدرج الجهد المائى ويتحرك الماء على أسطح المادة الإدمصاصية . وعند استمرار إدمصاص الماء يصبح الجهد المائى أقل سلبية حتى يتساوى ذلك في النهاية مع الماء الخارجى نظرياً ، وعند هذه النقطة ينشأ الاتزان ويتوقف التشرب وتحرك الماء من وإلى المادة الإدمصاصية يكون متساوياً في الكمية .

(١) من أكبر الأمثلة على ذلك وضع البذور الجافة في ماء فيخفى انكماشها وتزداد في الحجم بظاهرة التشرب .

(٢) هذه الطريقة استخدمها قدماء المصريين في تقطيع الصخور وهم أول الشعوب التي اكتشفت هذه الخاصية

والمادة الإدمصاصية لا يشترط تشربها لكل أنواع السوائل ، على سبيل المثال مواد النبات الجافة التي تُنقع في الإيثير لا تنتفخ بدرجة ملحوظة . إلا أن المطاط مع ذلك يتشرب الإيثير وينتفخ بدرجة ملحوظة عند وضعه فيه ، إلا أن المطاط لا يتشرب الماء . ومن الواضح أن هناك إرتباط implication والذي يعنى وجود قوى معينة جاذبة لا بد من وجودها بين مكونات المُتشرب والمُتشرب .

توجد كميات ملحوظة من المواد الغروية في كلتا الخلايا الحية والميتة النباتية (أنظر ملحق أ) ، فالبروتينات والبيتيدات العديدة غرويات محبة للماء - وهذا يعنى أن لها جذب شديد قوى للماء ، بالإضافة إلى احتواء الخلايا النباتية لكمية كبيرة من الكربوهيدرات في صورة سليولوز ونشا والتي إليها ينجذب الماء بشدة . إدمصاص الماء على أسطح تلك الغرويات المحبة للماء لها أهميتها الكبيرة لعملية التشرب . فالبنور التي تحتوى على مواد غروية عالية تكون مثلاً جيداً للمادة الإدمصاصية . وفي الحقيقة فإن الماء اللازم لإنبات البنور يتم خلال عملية التشرب . والجهد للنظم الحيوية يكون أكثر سالية بوجود تلك الإدمصاصيات أو مواد الارتباط بالماء water-binding, materials . إلى تلك المواد أو إلى القوى التي تولدها فقد اقترح « جهد الحشوة » ψ_m matrix potential . وفي تناول علاقة النبات بالماء فإن اصطلاح جهد الحشوة قد حل محل الاصطلاح القديم ضغط التشرب imbibition pressure وهو إلى حد ما نظير الجهد الأزموذى . وكما هو متوقع فإن الجهد المائى لمواد النبات الجاف مثل البنور يكون سالباً تماماً .

جهد الحشوة Matric Potential

جهد الحشوة هو نظير للجهد الأزموذى من حيث أنه يعطى الجهد أقصى ضغط والذي تظهره المادة الإدمصاصية لو غُمست في الماء النقى (4) . والضغط الفعل الذى يتولد عندما يتشرب الماء ربما يعتقد أنه مماثل لضغط الامتلاء (جهد الضغط Pressure potential) . ومع هذه الحقائق التى يجب أن تؤخذ في الاعتبار يمكننا إستنتاج المعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_m + \psi_p$$

هذه المعادلة بالطبع مشابهة لتلك المستخدمة في النظم الأزموذية ، حيث أن جهد الماء يساوى الجهد الأزموذى زائد (+) ضغط الإمتلاء . تذكر أن جهد الحشوة دائماً

سالب . ولا ينشأ ضغط إمتلاء عندما تكون المادة الإدمصاصية حرة والمعادلة السابقة تحت هذه الظروف يمكن تبسيطها إلى

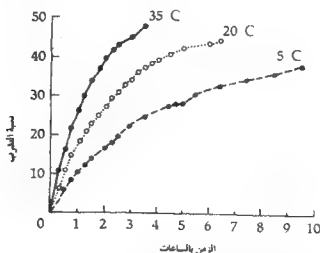
$$\psi_w = \psi_m$$

وجهد الحشوة للبذور الجافة هوائياً مثل الشبيط cocklebur ربما تقترب من - ١٠٠٠ بارز (5,6) . وبعد إنتهاء التشرب فإن الجهد المائي الخارجى والداخلى يكون صفر . إلا أننا إذا غمسنا بذور محتوية على ماء له جهد مائى = - ٥٠٠ بارز فى محلول ص كل له جهد أزموزى = - ٥٠ بارز (الجهد المائى يساوى - ٥٠ بارز) ، فإن الجهد المائى للماء البذور عند الاتزان سوف يكون - ٥٠ بارز ، وكما هو الحال فى النظام الأزموزية ، فإن الجهود المائية تميل للاتزان .

العوامل المؤثرة على معدل ومدى التشرب

Factors Affecting Rate and Extent of Imbibition

يتأثر معدل ومدى التشرب أساساً بالحرارة وبالجهد الأزموزى للمادة المتشربة . والحرارة لا تؤثر على كمية الماء التى تأخذها المادة الإدمصاصية ، ولكن لها تأثير محدد على معدل التشرب ، فزيادة درجة الحرارة تسبب زيادة فى معدل التشرب (أنظر شكل ٢ - ١١) .



شكل ٢ - ١١ : معدل التشرب لبذور الشبيط عند درجات الحرارة المختلفة .

تتأثر كل من كمية الماء المتشرب ومعدل التشرب بالجهد الأزموزي للمادة المتشربة . وإضافة المذاب للماء النقي يسبب سلبية أكثر للجهد المائي . هذه الإضافة لها تأثير مغير للتدرج في الجهد المائي بين ماء المحلول والمادة الإدمصاصة . تدرج الجهد المائي أقل إنحداراً عما إذا غُمست المادة الإدمصاصة في ماء نقي . وبالمثل النقص في تدرج الجهد المائي سوف يسبب نقص في المعدل الذي فيه يتشرب الماء ، وبالتالي الكمية المأخوذة من الماء . بعض البيانات التي حصل عليها (Schull (5) على تأثير الجهد الأزموزي في التشرب بواسطة بلور الشبيط الجافة هوائياً تُرى في جدول ٢ - ١ .

جدول ٢ - ١ : التشرب بواسطة بلور الشبيط الجافة هوائياً التي تتأثر بالجهود الأزموزية المختلفة .
مصدرها :

Schull, 1916. Measurement of the surface forces in soils. Bot. Gaz. 62:1.

الضغط الأزموزي (ضغط جوى)	الماء المتشرب بعد ٥٨ ساعة (% بالنسبة للوزن الجاف)	التركيز بالمولار
0.0	51.58	H ₂ O
3.8	46.33	0.1M NaCl
7.6	45.52	0.2M NaCl
11.4	42.05	0.3M NaCl
15.2	40.27	0.4M NaCl
19.0	38.98	0.5M NaCl
22.8	35.18	0.6M NaCl
26.6	32.85	0.7M NaCl
30.4	31.12	0.8M NaCl
34.2	29.79	0.9M NaCl
38.0	26.73	1.0M NaCl
72.0	18.55	2.0M NaCl
130.0	11.76	4.0M NaCl
375.0	6.35	Sat. NaCl
965.0	-0.29	Sat. LiCl

تغيرات الحجم والطاقة Volume and Energy Changes

نتيجة للتشرب تزداد حجم المادة الإدمصاصة . ومع ذلك فإن الحجم الكلى

للنظام (حجم الماء الذى تُغمس فيه المادة الإدمصاصية (+) حجم المادة الإدمصاصية) فى العادة يكون أقل بعد التشرب عنه قبل- أن يبدأ التشرب . ويمكننا بسهولة ملاحظة هذه الحقيقة بوضع بنور جافة هوائياً فى مخبر مدرج محتوى على ماء ، ثم يُقرأ الحجم الابتدائى ، ثم نقارنه بحجم النظام بعد إنتهاء التشرب والسبب فى هذا الاختلاف فى الحجم يرجع إلى أن جزيئات الماء تدمص على أسطح المادة الغروية الموجودة فى المادة الإدمصاصية وتلتصق بها بشدة . وبالتالى فإنهما يلتصقان مع بعضهما بشدة والنتيجة تكون نقص فى حجم النظام .

ونتيجة لضيق إدمصاص جزيئات الماء ، فإن بعض الطاقة الكينيتيكية المملوكة لهذه الجزيئات تفقد . هذا الفقد فى الطاقة يُرى فى النظام على هيئة حرارة . وبالتالى يوجد دائماً زيادة فى الحرارة نتيجة للتشرب .

أُسئلة :

- ١ - ٢ ما هي الخواص الكيميائية لجزيئات الماء المستولة عن العديد إن لم يكن جميع الخواص الفيزيكية والكيميائية للماء ؟ إشرح .
- ٢ - ٢ بين خواص الماء وأهميتها للنباتات .
- ٣ - ٢ عرف المصطلحات التالية : المذاب ، المذيب ، التأيين ، الضفك .
- ٤ - ٢ غشاء على صورة « صرة » مغلقة مُلئت بالكامل بمحلول ذى جهد أزموزى - ٢٧ بارز ثم غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٢١ بارز . إفرض أن الغشاء منفذ للماء فقط وأن الجهود الأزموزية لا تتغير بالأزموزية . ما الحال الذى يكون عليه : الجهد المائى للمحلول الداخلى عند الاتزان ؟ الجهد الأزموزى ؟ ضغط الامتلاء ؟ أجب عن نفس الأسئلة للمحلول الخارجى والذى له جهد أزموزى = - ١٦ بارز وآخر له جهد أزموزى - ٢٠ بارز .
- ٥ - ٢ ما هي الكمية الأزموزية الأكثر أهمية فى تحديد إتجاه الأزموزية ؟ إشرح .
- ٦ - ٢ الخلية أ لها جهد أزموزى - ١٥ بارز وغُمست فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز . الخلية ب لها جهد أزموزى - ٨ بارز غُمست فى محلول جهده الأزموزى - ٦ بارز . وثُركت كل من الخليتين للوصول إلى حالة الإلتزان فى المحلول الذى غُمست فيه (لو فرض أن حجمها كبير) . ثم رُفعتا من المحلول وتم التصاقهما ببعض . ومع إفراض عدم فقدهما للماء بالتبخر ، فى أى إتجاه ينتشر الماء ؟ لماذا ؟
- ٧ - ٢ لو أن محلول من NH_4Cl حُقن مباشرة إلى العصير الخلولى خلية نباتية ، فإن العصير يصير أكثر حامضية ، إلا أن الخلية لو غُمست فى محلول NH_4Cl فإن العصير الخلولى يصير أكثر قاعدية . إشرح ذلك .
- ٨ - ٢ سلسلة من الخلايا كل منها له جهد أزموزى - ١٠ بارز ، وضعت بحيث غُمست الخلية الطرفية فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز والأخرى فى محلول له جهد أزموزى - ٨ بارز . وحجم هذه الخلايا كبير جداً بالنسبة لحجم الخلايا . وقد منع التبخر ، هل يحدث تحرك للماء ؟ إشرح .
- ٩ - ٢ غلية لها جهد أزموزى - ١٢ بارز . تبخر منها الماء حتى أن الجدار الخلولى قد إنكمش للداخل لدرجة أن الخلية عُرضت لإجهاد مقداره - ٤ بارز . ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الإمتلاء للخلية ؟
- ١٠ - ٢ خلايا أ ، ب ، ج هم جهود أزموزية - ٧ ، و - ١١ ، و - ٥ بارز على التوالي ، جزء من الخلية السفلية ج غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٣ بارز وكانت جميع الخلايا الباقية بعيدة عن المحلول ، الذى كان حجمه كبير بالنسبة للخلايا

وقد منع البخار من الخلايا . ما هو الجهد الأزموزى ، والجهد المائى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١١ لو غُمست جميع الخلايا الثلاث (فى السؤال ٢ - ١٠) فى محلول ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١٢ ما هو تأثير تحول النشا إلى سكر فى الخلية على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية الخلوية للمذابات على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية للماء على جهدها المائى ؟

قراءات مقترحة

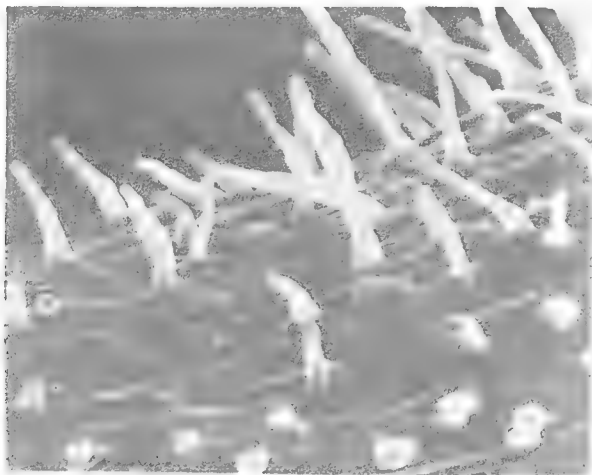
- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195-238.
- Brown, R.W., and B.P. Van Haversen, eds. 1971. Psychrometry in water relations research. *Proceedings of the Symposium on Thermocouple Psychrometers.* Agr. Exp. Sta., Utah State University.
- Fischer, R.A., and N.C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:277-317.
- Kozlowski, T.T., ed. 1968-1978. *Water Deficits and Plant Growth.* Vols. 1-5. New York: Academic Press.
- Meidner, H., and D.W. Sheriff. 1976. *Water and Plants.* New York: Wiley.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationship.* New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water.* London: Edward Arnold.
- Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research.* New York: Academic Press.
- Wiebe, H.H. 1971. *Measurement of Plant and Soil Water Status.* Bull. 484. Agr. Exp. Sta., Utah State University.

لفصل الثالث



إمتصاص وانتقال الماء

Absorption and Translocation of Water



صورة ألكترونية دقيقة مجسمة لشعيرات القفل الجذرية (*Raphanus sativus*) .

From J.N.A. Lott, 1976. A scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis, Mo: Mosby.
J.N.A. Lott, McMaster University

مهداة من :



خلال دورة حياة النبات ، تُمتص كمية كبيرة من الماء باستمرار من التربة وتنتقل خلال النبات . إلا أن هذه الكمية الهائلة من الماء المُمتص تُفقد من النبات خلال التنح . إلا أن هناك كمية محدودة جداً من الماء تُستخدم في العمليات الفسيولوجية تبقى داخل النبات .

في هذا الفصل سوف ندرس امتصاص وانتقال الماء في النظام النباتي . ومن السهل تناول صعود الماء داخل العشبيات والشجيرات النباتية ، إلا أنه من الصعب شرح كيفية صعود الماء إلى قمم الأشجار العملاقة . وكما سنرى فإن عملية صعود الماء تعتمد على خواص الماء الالتصاقية adhesive والارتباطية cohesive والاختلاف في الجهود المائية من التربة إلى جميع الأوراق ثم إلى الجو . وبالرغم من أن الماء فيزيقياً ينتقل إلى أعلى الأشجار [في بعض الأحيان قد يصل الارتفاع إلى ٤٠٠ قدم] إلا أنه ينساب مع انحدار تدرج الطاقة . وتلجج جهد الماء يتأثر بالعديد من العوامل خاصة تلك الخاصة بالتربة والجو .

عوامل التربة المؤثرة في امتصاص الماء Soil Factors Affecting Absorption of Water

أهم عوامل التربة المؤثرة على امتصاص الماء هي الحرارة ، والجهد الأزموزي للمحلول ، والتبوية aeration ، وتركيز CO_2 ، وميسورية الماء availability of water . وبالرغم من أن الظروف الجوية ربما تؤثر أيضاً ، إلا أن ظروف التربة بصفة عامة هي العوامل المحددة في امتصاص الماء بواسطة الجذور .

الحرارة Temperature

حرارة التربة لها تأثير عميق على معدلات امتصاص الماء . ومنذ أكثر من مائتي عام فقد لوحظ أن النبات يمتص كمية قليلة من الماء عند درجات حرارة التربة المنخفضة ، إلا أن العلماء لم يفسروا هذه الظاهرة إلا حديثاً . يظهر أن التأثير المثبط لدرجة حرارة التربة المنخفضة على امتصاص الماء تظهر بطرق متعددة . عند درجات الحرارة المنخفضة فإن الماء يكون أكثر لزوجة ، ذلك العامل الذي يقلل من تحركه ، والسيتوبلازم أقل نفاذية للماء (39) ، ونمو الجذر يتوقف . والتأثير المرتبط لهذه العوامل يسبب نقص في امتصاص الماء عند درجات الحرارة المنخفضة .

يمكن ملاحظة وإدراك هذا التأثير المثبط في الصوب . لو وضعنا طبقة من الثلج الجروش على سطح التربة التي ينمو فيها نبات الكوليوس Coleus جيداً ولو أن جميع ظروف التنح

جيدة فإن النبات يذبل خلال ساعتين ، ولو أُذيل الثلج فإن النبات يستعيد امتلاءه في خلال ساعة .

الجهد الأزموزى لمحلول التربة Osmotic Potential of Soil Solution

من المعروف أن امتصاص الماء يتم عن طريق تدرج الجهد المائى الذى يظهر بين محلول التربة والعصير الخلوى لخلايا الجذر ، ويمكننا تفهم لماذا الجهد الأزموزى (تركيز الملح) لمحلول التربة يلعب دوراً مهماً فى امتصاص الماء . فى الحقيقة لو أن الجهد المائى لمحلول التربة أكثر سالبية عن ذلك للعصير الخلوى لخلايا الجذر فإن الماء يتحرك من داخل النبات بدلاً من امتصاصه له .

بعض النباتات (النباتات التى تعيش فى المناطق الملحية halophytes) أكثر احتمالاً للتركيز العالى للأملح فى محلول التربة عن البعض الآخر . ويجب أن نذكر أن الجهد الأزموزى للعصير الخلوى للنباتات المقاومة للملوحة ربما تكون أكثر سالبية عن تلك التى توجد فى النباتات الأخرى .

التهوية Aeration

عند تشبع حقل الدخان بماء المطر ثم تعرضه لضوء الشمس الساطع ، فإن أوراق نبات الدخان فى كثير من الحالات تصبح فى حالة ذبول فى مدة وجيزة (26) . ويطلق مزارعو الدخان على هذه الظاهرة « الهدل » "flopping" . وظاهرة التهدل هذه لأوراق الدخان تكون أكثر شدة تحت ظروف الصرف الرديئة وتحدث نتيجة لإعاقة امتصاص النبات للماء نتيجة لإحلال الماء فى التربة محل الغازات الموجودة بها وبالتالي تعيش الجذور فى جو ردىء التهوية . وعندما يحدث النتج بمعدل عالى تحت ظروف سطوع ضوء الشمس فإن التأثير المشترك لمعدل زيادة معدل البخر وإعاقة امتصاص الماء يؤدىان إلى النقص الشديد للماء فى النبات water deficit .

كما أن نمو الجذور والتحولات الغذائية تُعاق تحت ظروف نقص أوكسجين التربة . وبالرغم من أن منع وإعاقة نمو الجذر لا بد أن يكون له تأثير على امتصاص الماء تحت ظروف إطالة فترة عدم التهوية فإن التأثيرات السريعة لا بد أن تكون غير ذى قيمة . وبالرغم من أن نقص التحولات الغذائية فى الجذر ، وبالتالي قدرة الجذر على الحصول على الأملاح وتراكمها لا بد أن تؤثر على امتصاص الماء . تأثيراً معاكساً لانخفاض الأوكسجين على امتصاص الماء من المحتمل أيضاً حدوثه .

تركيز ك CO_2 Concentration of

يبدو أن تراكُم ك CO_2 في التربة ذو تأثير أكثر تثبيطاً على امتصاص الماء عن ذلك الذي يحدثه نقص الأوكسجين . كما يبدو أيضاً أن زيادة ك CO_2 تسبب زيادة في لزوجة البروتوبلازم وبالتالي نقص في نفاذية الجذر للماء (15, 34) والتي تؤدي بالطبع إلى نقص امتصاص الماء . وجد كرامر وجاكسون (26) Kramer and Jackson أن نباتات عباد الشمس والطماطم تذبل بسرعة عندما يحل CO_2 محل هواء التربة أكثر منه عند إحلال التربة بالنيتروجين . بالرغم من أن زيادة تركيز ك CO_2 في جو التربة له تأثير مشبط على امتصاص الماء إلا أن المعلومات المتاحة عن ذلك تعتبر قليلة . كما أنه من المستبعد أن يتراكُم ك CO_2 بتركيز سام في جو التربة تحت ظروف الحقل العادية .

ميسورية الماء Availability of Water

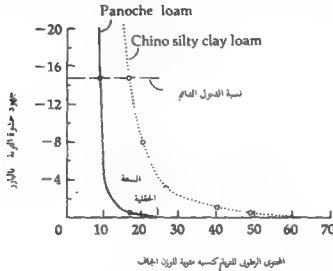
ليس كل الماء الموجود في التربة في متناول النبات . ولما كان ماء التربة في المناطق نصف الرطبة حول المجموع الجذري يتناقص فإن امتصاص النبات للماء يصبح صعباً شيئاً فشيئاً والذي يرجع إلى نقص تدرج الانتشار . وأخيراً فإن العوامل الفيزيائية التي تربط الماء بالتربة تصبح أقوى من العوامل الفيزيائية التي تصاحب امتصاص النبات للماء .

وقبل أن نتناول علاقة النبات بالماء فلا بد من شرح الإصطلاحات التالية : « السعة الحقلية » « field capacity » ، و « نسبة الذبول الدائم » « permanent wilting » (PWP) percentage . الإجهاد الكلي لرطوبة التربة « total soil moisture stress » (TSMS) . وقد عرف كرامر (24) Kramer السعة الحقلية بأنها محتوى التربة للماء عقب توقف صرف الماء الزائد منها مباشرة والذي يحدث عقب تشبعها بالماء « أى بعد صرف الماء الزائد الذي يخضع لقوى الجاذبية الأرضية تاركاً الماء الذي يرتبط بالقوى الفيزيائية بجسيمات التربة » . أما « نسبة الذبول الدائم » فهي النسبة المئوية لماء التربة المتبقى عندما تظهر أوراق النباتات النامية أولى علامات الذبول الدائم (أى أنه ماء التربة الذي لا يستطيع النبات امتصاصه) . والذبول الدائم يعنى عدم قدرة الأوراق لاستعادة امتلائها عندما توضع في جو مشبع بالماء .

وقد عرف وادلى وأيريز (46) Wadleigh and Ayers « الإجهاد الكلي لرطوبة التربة » بأنه مجموع الجهد الأزموزي لمحلول التربة والإجهاد الرطوبي لرطوبة التربة . ونحن نعنى بالإجهاد

(١) قد يعبر عنها أحياناً بنقطة الذبول الدائم Permanent wilting point

الرطوبى للتربة تلك القوى التى تمسك الماء بالتربة وهى قوى : الجذب gravitational والإدمصاصية adsorptive وهيدروإستاتيكية hydrostatic^(١) . شكل ٣ - ١ يوضح السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائمة للتربة الطينية Clay والتربة الطمية loam .



شكل ٣ - ١ : جهود الحشوة للتربة الرمل طمية sandy loam ، والطين طمية clay loam بالنسبة لهما الماء

Data for Panoche loam from C.H. Wadleigh et al. 1946. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 925; data for Chino loam from L.A. Richards and L.R. Weaver. 1944. J. Agr. Res. 69:215.

وقد أظهرت الأبحاث التى أجريت خلال مطلع القرن العشرين أن السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائم يختلفان باختلاف أنواع التربة . فالتباين الشديد يمكن ملاحظته فى نوعى التربة الطينية والرملية ، فعلى سبيل المثال فالتربة الطينية ذات سعة حقلية عالية ونسبة ذبول عالية أيضاً بمقارنتها بالتربة الرملية . إلا أن العلماء يعتقدون أيضاً أن السعة الحقلية ونسبة الذبول هى من ثوابت رطوبة التربة لكل نوع من التربة . وبالرغم من أن هذه حقيقة لا تدع مجالاً للشك بالنسبة للسعة الحقلية إلا أنها محل جدال فى نسبة الذبول الدائمة . حيث أن نسبة الذبول الدائمة تختلف باختلاف النباتات المستخدمة . فقد أوضح سلاتر (36) Slatyer أن عوامل أزموزية النبات هى المحددة لنسبة الذبول الدائمة للتربة عن عوامل التربة نفسها فأوراق نباتات الرطوبة الوسطية (نصف الرطبة mesophytic) لها جهد أزموزى يساوى - ٢٠ بارز بينما أوراق نباتات « الملوحة »^(٢) « halophytes » لها جهد أزموزى يزيد عن

(١) أى قوى اتزان الماء (السوائل) .

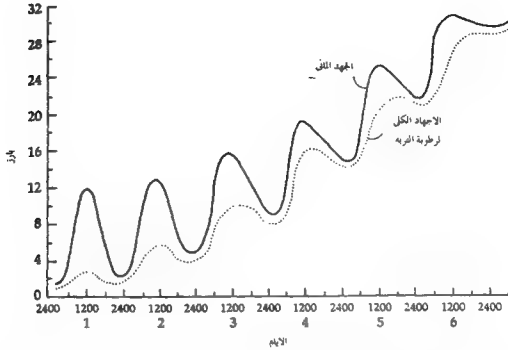
(٢) أى النباتات التى تعيش تحت ظروف ملوحة عالية .

- ٢٠٠ بارز (21) . وهذا الفرق الكبير في الجهود الأزموزية ما هو إلا دليل على الاختلاف الكبير بين قدرات مختلف النباتات لامتناس الماء من التربة . وبمعنى آخر فإن نسبة الذبول الدائمة للتربة تعتمد على علاقة النبات بالماء الداخلى والتى تتعلق على قدراته فى امتصاص الماء من التربة ولكن لا تعتمد نسبة الذبول الدائم كما كان يعتقد قديماً على ثابت نسبة الرطوبة أى أن هذه النسبة ليست ثابتة فى نوع تربة ما ولكنها تختلف فى نفس التربة باختلاف النباتات المستخدمة من حيث قدراتها على امتصاص الماء .

خلال النهار حيث ينضب الماء القريب من سطح الجذر ، فإن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » يزداد (أنظر شكل ٣ - ٢) إلا أن هذا الإجهاد يتناقص خلال الليل (أى الشفاء الليلى) حيث يتحرك الماء من باقى أجزاء التربة البعيدة إلى سطح الجذر . والجهد المائى للنبات يتبع نفس الشيء فهو أكثر سالبية خلال النهار وأقل سالبية خلال الليل . إلا أن الجهد المائى للنبات يظل دائماً أكثر سالبية عن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » هذا إذا ما قدر للماء فى الدخول إلى النبات عن خروجه منه . وعندما تجف التربة لبضعة أيام ، فإن الإجهاد الكلى لرطوبة التربة والجهد المائى للنبات يصبحان بالتدرج أكثر سالبية .

وكما أمكننا أن نخمن بالتدرج الذى يظهر فى سالبية الجهود المائية أثناء النهار المعقوب بالتدرج الأقل أثناء الليل فإن ذلك يؤدى إلى نقص امتلاء الأوراق . وفى النهاية فإن النقطة قد وصلت إلى حد أن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » قد وصل إلى مستوى يساوى فى مقدارها إلى الجهد الأزموزى لأوراق النبات (وقد افترضنا هذه عند - ١٤ بارز) . وشفاء الامتلاء عند هذا المستوى غير ممكن بسبب أن اتزان جهد الماء والإجهاد الكلى لرطوبة التربة الموجودة أثناء الليل ما هو إلا الجهد المائى الذى يسمح فقط بضغط امتلاء يساوى صفراً . ويحدث عند هذه النقطة « نسبة الذبول الدائمة » ويمكننا إعادة تعريف نقطة الذبول حيثئذ أنها كمية الماء الموجودة عندما يتزن كل من الجهد المائى للنبات مع الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ، وعندما يكون ضغط امتلاء أوراق النبات يساوى صفراً (37, 38) .

وبالرغم من أن الماء لا يكون ميسوراً عندما يكون مستواه أعلى من السعة الحقلية أو أقل من نسبة الذبول الدائم ، إلا أن النبات ربما يستطيع امتصاص بعض الماء تحت هذه الظروف (20,36,37,38) . إلا أن نمو النبات يقل بشدة عند مستوى نسبة الذبول الدائمة ويموت خلال حدوث الجفاف ما لم يضاف الماء للتربة (وبالتالي إقلال « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ») .



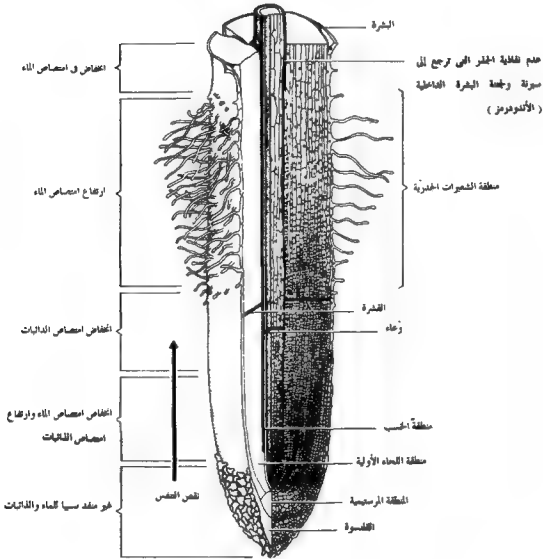
شكل ٣ - ٢ : التغير اليومي في الجهد المائي للنبات والإجهاد الكلي لرطوبة التربة عندما تجف التربة بالتدرج بالنسبة للسعة الحقلية .
عن : R.O. Slatyer. 1957. Bot. Rev. 23.585.

إمتصاص الماء Absorption of Water

تحت الظروف الطبيعية فإن الماء الممتص بواسطة النباتات الجذرية يتم عن طريق المجموع الجذري . وأكثر مناطق الجذر الحديث امتصاصاً للماء هي منطقة الشعيرات الجذرية - (أنظر شكل ٣ - ٣) . وينتشر الماء إلى الشعيرات الجذرية من الدرجة الأقل إلى الخلايا الأخرى للبشرة كنتيجة للتدرج في الجهد المائي . وكلما ظل الجهد المائي للعصير الخلوي لخلايا الجذر أكثر سالية عن ذلك لحللول التربة ، فإن الماء يستمر في الدخول إلى الخلية . والزيادة في تركيز المذيبات في الخلايا أو النقص في ضغط امتلائها سوف يسببان سالية أكثر للجهد المائي الذي ينشأ في العصير الخلوي . ونتيجة لذلك فإن امتصاص الماء يزداد . وبالتالي فإن معظم الماء الممتص يحدث خلال وساطة الميكانيكيات الأرموزية .

ولما كان المجموع الجذري للنباتات المختلفة ربما يختلف اختلافاً كبيراً في المظهر وفي امتداده داخل التربة ، لذلك فلا يوجد أدنى شك في الاختلاف الشديد في قدرات الجذور على امتصاص الماء . بعض النباتات لها جذور تمتد عميقة داخل التربة ، والبعض الآخر

مجموع جذرى كثيف شبكى من تفرعات الجذور والتي لا تحترق بعمق ولكنها تغطي مساحة كبيرة من التربة السطحية غير العميقة .



شكل ٣ - ٣ : مناطق الجذر المشتركة في امتصاص الماء والنقل له .

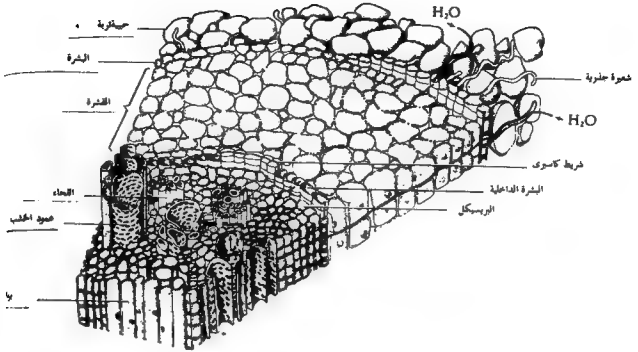
منطقة الشعيرات الجذرية هي المنطقة الجذرية التي يحدث خلالها معظم الماء الممتص - وبمعنى آخر فهي المنطقة الأكثر نفاذية . والشعيرات الجذرية ذات تركيب رفيف وفي العادة ذات عمر قصير (تعيش لمدة أقل من يومين) . والشعيرات الجذرية الدائمة ، وهذه نادرة الحدوث ، يمكن ملاحظتها في بعض الأنواع النباتية (8) ، مثل هذه الشعيرات تتغلظ جذرها وإلى حد ما تتلجن وتتسربن مع التقدم في العمر ، تلك العوامل التي تؤدي إلى تحديد قابليتها لامتصاص الماء .

وفي المجموع الجذرى النامى ، يوجد عدد كبير من القمم النامية ومن خلالها يتم إمتصاص الماء . وقمم الجذور هي مناطق النمو فى الجذر . وفى الأنسجة الأكبر عمراً للجذر يوضع ملليمترات من القمة فإن تغليظ ثانوى يحدث حيث ينشأ سبينة فى خلايا طبقة البيريدرم periderm ، حيث تُعاق النفاذية بهذه الطبقة ، وبالتالي فإن معظم المجموع الجذرى للنبات لا يستطيع إمتصاص الماء بكفاءة .

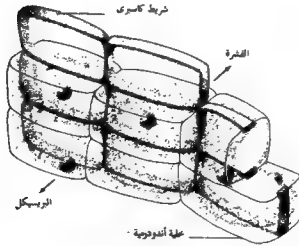
وبالرغم من أن معظم كفاءة إمتصاص الماء تأخذ طريقها عن طريق القمة غير المسبنة إلا أنه تحت ظروف معينة فإن كمية من الماء يمكن أن تمتص بواسطة المنطقة المسبنة للجذر (23) . والعديد من الباحثين (23) قد أوضحوا أن نسبة قليلة جداً فقط من المجموع الجذرى لأشجار معينة لا تسبِن مما يجعلها تُمد بكمية كافية من الماء التى تحتاجه . وقد لاحظت (1) Addoms أن الجذور المسبنة لنبات الحور الأصفر (Liriodendron tulipifera) yellow poplar ، والصمغ الحلو (sweet gum liquidambar styraciflua) والصنوبر قصير الورق (Pinus echinate Mill) shortleaf pine تمتص محلول الصبغة . وقد أوضحت أنه توجد ثلاث فتحات لدخول الماء خلال الجذور المسبنة : العديسات ، والكسور حول الأغصان الجذرية breaks around branch roots ، والجروح wounds . والقدرة على امتصاص الماء بواسطة مناطق الجذور المسبنة للنباتات المختلفة من الممكن أنها ترجع للإمتداد الذى يمكن أن يمتد إليه التركيب التشريحي الذى يسمح بتكوين تلك الممرات التى تسمح بدخول الماء .

مسار تحرك الماء خلال الجذر Path of Water Movement Through Root

يُمتص الماء بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى القريبة من منطقة الشعيرات الجذرية ثم يتحرك الماء من هذه الخلايا خلال أنسجة القشرة ، ثم إلى البشرة الداخلية (الأندودرمز) ثم إلى البسيسكل وفى النهاية إلى الخشب (أنظر شكل ٣ - ٤) . الكمية الكبرى من الماء الممتص بواسطة الشعيرات الجذرية تتحرك خلال جدر خلايا القشرة . وتحرك الماء خلال جدر خلايا البشرة الداخلية يمتنع لوجود شريط كاسبرى Casparian Strip ، شريط السوبرين على الأسطح الداخلية للجدر الأولية العرضية والشعاعية لخلايا البشرة الداخلية (أندودرمس) (شكل ٣ - ٥) . يتحرك الماء إلى خلايا البشرة الداخلية خلال التدرج الأزموزى إلى البسيسكل ثم إلى الخلايا الموصلة للخشب . نسيج الخشب للجذور يتصل مباشرة بنسيج الخشب فى الساق . ولذلك يتحرك الماء من الجذر إلى الساق .



شكل ٣ - ٤ : قطاع عرضي في الجذر خلال منطقة الشعيرات بين مرور الماء من التربة إلى الخشب .



شكل ٣ - ٥ : البشرة الداخلية (الأندودرمز) وتظيم شريط كاسيري

نسيج الخشب تشريحياً Anatomy of Xylem Tissue

قد أدرك العلماء منذ أكثر من مائة عام أن نسيج الخشب هو النسيج الذي يمر فيه الماء وينتقل إلى أجزاء النبات المختلفة . ويكون نسيج الخشب العديد من الخلايا المتباينة ، الحى منها والغير حى . ومن هذه الخلايا عناصر القصيبات^(١) tracheary elements الأكثر سيادة والتي من خلالها ينتقل جميع الماء عملياً . كما يوجد في نسيج الخشب أيضاً ألياف الخشب (sclerenchyma) والخلايا البرنشيمية الحية .

القصيبات والأوعية : Tracheids and Vessels

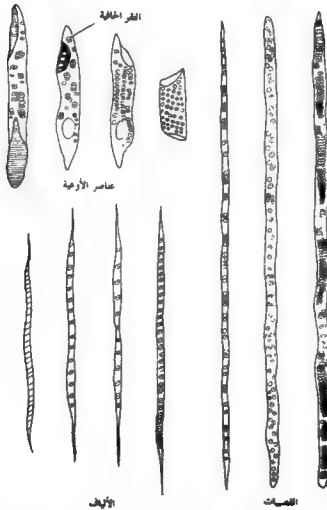
عناصر الأوعية والقصيبات هى تلك الخلايا الأكثر إشتراكاً في نقل الماء (أنظر شكل ٣ - ٦) . كلاهما مستطيلتين تقريباً ولهما جدر ثانوية ملجننة ، وهما خلايا ميتة عند تمام نضجها واضطلاعهما بوظيفتهما ، وبالتالي ليس لهما بروتوبلازم داخل تحوييف الخلية - مما يساعد على كفاءة نقل كميات كبيرة من الماء نسبياً . ومن مميزات عناصر الأوعية أن أطرافها مثقوبة ، إلا أن ذلك غير موجود في القصيبات ، حيث أن القصيبات لها نقرحافية bordered pits . وفي عناصر القصيبات المتقدمة في النضج فإن نهايات الجدر ربما تختفى بالكامل وبالتالي لا تترك شيئاً يعوق مرور الماء خلال الخلايا .

ولو أخذنا عدداً كبيراً من عناصر الأوعية ولصقنا نهايات بعضها ببعض فإننا نحصل على تركيب أنبوى طويل ، ذلك التركيب الناشئ من سلسلة التصاق عناصر الأوعية عن طريق نهايات جدرها يسمى العمود الوعائى « أو الأنبوب الوعائى » أو عمود الخشب (أنظر شكل ٣ - ٧) . ذلك النسيج الوعائى من الخشب يكون شبكة من الأعمدة التى تمتد إلى جميع مناطق النبات وتمد جميع الخلايا الحية في النبات باحتياجاتها المائية . هذه الشبكة لها أهميتها الكبرى للنبات ، ليس فقط من حيث استمرار الامتلاء ، ولكن أيضاً لازمة لانتقال المركبات الأخرى التى تُحمل من خلية إلى أخرى مع تحرك الماء (على سبيل المثال العناصر المعدنية الأساسية) .

والنظام الوعائى هو النظام الأساسى لانتقال الماء في النباتات الزهرية angiosperms . إلا أن الأوعية لا توجد في المخروطيات Conifers والتى تكون فيها القصيبات الطريق الأساسى لانتقال الماء (أنظر شكل ٣ - ٨) . والقصيبات ما هى إلا خلايا طويلة

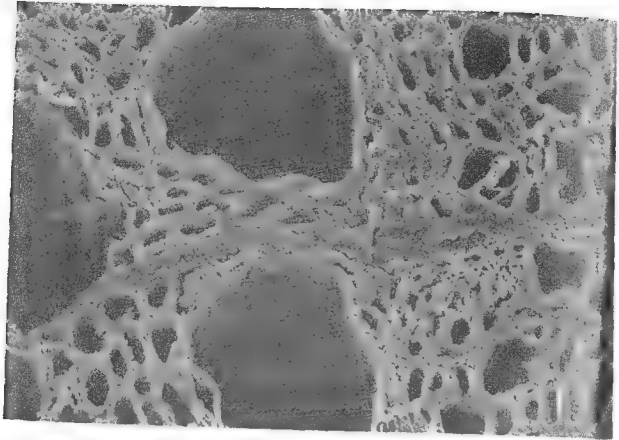
(١) يقصد بها عناصر الأوعية والقصيبات .

مغزلية الشكل ذات نهايات جلد منحدرة وتلتحم تلك النهايات ببعضها البعض وأيضاً من خلال النقر الحافية لتكوين طريق مستمر لتحرك الماء . وانتقال الماء وتحركه في القصيبات يقابل بمقاومة أكثر بالمقارنة بالنظام الوعائى ، وبالرغم من ذلك فإن تدفق الماء لا يتوقف في الأشجار العالية ، والعديد منها من المخروطيات وجميعها بالطبع لا يوجد بها أوعية . وفي شكل ٣ - ٨ نمو الخشب الثانوى واضح في إنتاج الحلقات الحولية (الحلقات السنوية annual rings) ، والخشب الربيعى يتكون من حبيبات لها تجاويف كبيرة وجدر ثانوية رقيقة ، وبالعكس الخشب الصيفى يتميز بخلايا ذات تجاويف صغيرة وجدر ثانوية سميكة جداً . ونمو القصيبات يتأثر مباشرة بظروف النمو الموسمية ، خاصة ميسورية الماء للنبات .



شكل ٣ : عناصر الأوعية . والقصيبات . وألياف الخشب التى توجد في نسيج الخشب .

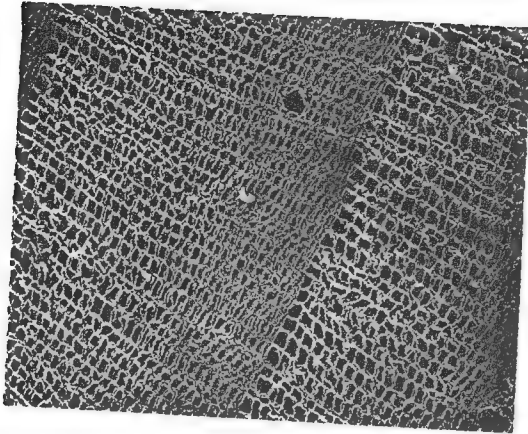
عن : K. Esau. 1958. Plant Anatomy. New York: John Wiley & Sons, Inc. Reproduced by permission.



شكل ٣ - ٧ : صورة إلكترونية دقيقة مجسمة لحشب البلوط تين الأوعية في الخشب الصفي والخشب الرطبي . الخشب الرطبي له أوعية ذات أقطار كبيرة .

عن : J.N.A. Lott, 1976. A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants, St. Louis, Mo.: Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.

بالرغم من أن الأوعية والقصبيات تنظم في النبات في الإتجاه الرأسى على طول المحور الرأسى للنبات ، وبالطبع فإن الماء يتحرك بصورة أساسية في الإتجاه الرأسى ، إلا أن تحرك الماء يمكن أن يكون عرضياً . فالعديد من النقر التى يمكن للماء أن يتحرك خلالها خارج الجذر الجانبية لعناصر الأوعية والقصبيات . وحيث أن الخلايا ترقد فوق بعضها البعض بصفة عامة ، فإن النقر توجد في ازدواج ولذلك تُسمى بالنقر الزوجية pit pairs . ولما كانت تلك النقر توجد متجاورة لبعضها البعض فإن الماء يمكن أن يمر من خلية إلى أخرى جانبياً . ولما كانت تلك النقر الزوجية يمكن أن تحدث بين عنصرين وعائيين ، وأيضاً بين قصبتين ، أو بين القصبية وعنصر وعائى ، كما يحدث بين القصبيات أو عنصر وعائى والخلايا البرنجمية الحية ، وهكذا بالتالى يمكن للماء أن يتوزع بسهولة خلال جميع الأنسجة في النبات .



شكل ٣ - ٨ : صورة إلكترونية مجسمة دقيقة لشرب دوجلاس (Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) الخشب الثانوي واضح في الحلقة السنوية (الحولية) . الخشب الرئيمي يحوى على تجفيف كبير وجدار ثانوي رقيق الخشب الصليبي يتكون من فصيات ذات تجفيف صغير وجدر ثانوية سميكة . لاحظ عمود الارتفاع والشعاع .
J.N.A. Lott, 1976. A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis, Mo.: عن Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.

ألياف الخشب Xylem Fibers :

ألياف الخشب هي خلايا طويلة رقيقة مستدقة لها جدر سميكة جداً مللجنة وتموت عند النضج . والوظيفة الأولى لألياف الخشب هي الدعامية support وقد يكون من المشكوك فيه أنها تدخل في نقل أى كمية من الماء خلال هذه الخلايا . ومع ذلك فمن المحتمل أن يمر بعض الماء خلال ألياف الخشب حيث أنها ملتصقة بعضها البعض ومع القصبيات وعناصر الأوعية من خلال النقر الزوجية .

برنشيمة الخشب Xylem parenchyma :

ربما توجد الخلايا البرنشيمية الحية مبعثرة في الخلايا الموصلة أو كمكون لشعاع الخشب Xylem rays ولذلك تنسب إلى هذه الخلايا وتسمى ببرنشيمة الخشب أو

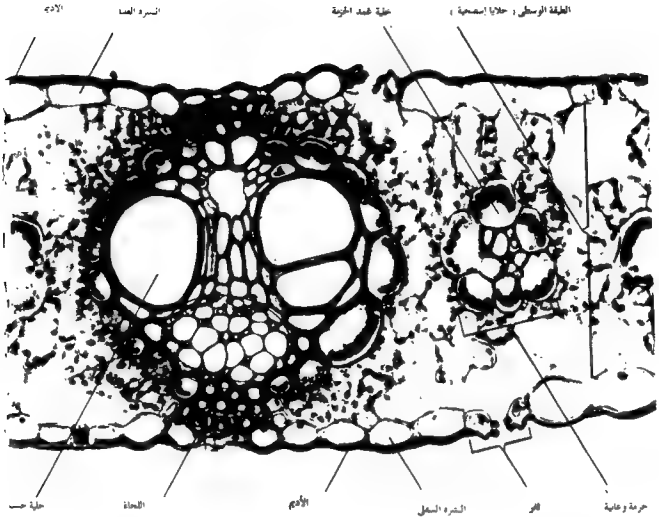
البرنشيمية الشعاعية . ومن المرجح أن تكون وظيفة برنشيمية الخشب هي اختزان الغذاء ، حيث يتراكم النشا في اتجاه نهاية موسم النمو ثم يتناقص أو يختفى خلال النشاط الكيميوى وخلال موسم النمو الزهرى (14) . وأشعة الخشب البرنشيمية تسهل كثيراً من الانتقال الجانبى للماء والمغذيات . والخلايا البرنشيمية للخشب ربما يكون لها دور حوى كبير في انتقال الماء . وسوف نشرح في هذا الفصل هذا الموضوع بشيء من التفصيل .

طريق انتقال الماء في الورقة Path of Water Movement in leaf

يتشعب الخشب ثم يتشعب عدة مرات لتكوين شبكة معقدة من الأنسجة الموصلة للماء والتي تنتهى أخيراً في العروق الدقيقة (أو الحزم الوعائية vascular bundles) للورقة (أنظر شكل ٣ - ٩) . وكما سنشرح فيما بعد فإن خلايا غمد الحزمة الوعائية bundle sheath cells تحيط بالحزم الوعائية كصفة مميزة للنباتات رباعية الكربون (C_4) وهى هامة في تثبيت CO_2 . كما تختلف نباتات الفلقة الواحدة عن ذوات الفلقتين في تركيب الطبقة الوسطية (الميزوفيل mesophyll) ، حيث تتكون هذه الطبقة في ذوات الفلقتين من خلايا برنشيمية عمادية (palisade parenchyma) والبرنشيمية الإسفنجية (spongy parenchyma) ، أما أوراق ذوات الفلقة الواحدة فلا تظهر بها تلك الاختلافات البينة في حجم وشكل خلايا الميزوفيل . يتحرك الماء من قصيبات عروق الورقة إلى خلايا الميزوفيل حيث يستخدم نسبة قليلة منه بواسطة الخلايا أما النسبة الكبرى منه فتتبخر على صورة بخار ماء من أسطح خلايا الميزوفيل إلى المسافات بين الخلوية (المسافات البينية) . نسبة كبيرة من بخار الماء هذا « يهرب » من الحجرة تحت الثغرية ثم من الثغر إلى الجو المحيط كنتيجة للإحدار الشديد في تدرج بخار الماء (أنظر شكل ٣ - ١٠) .

وفي النباتات السريعة النتح فإن أوعية الخشب والقصيبات تكون بصفة عامة تحت ظروف سالبة الضغط negative pressure ، أو تحت شد وإجهاد وتوتر . وبالرغم من أن معدل النتح يكون في العادة مساوياً لمعدل الإمتصاص ، كما يدل شكل ٣ - ١١ ، إلا أنه تحت ظروف متباينة فإن النتح يمكن أن يتجاوز الإمتصاص . وقوى « الشفط » suction force تحدث بواسطة التحرك السريع لأعمدة الماء ، والتي تنتقل من الجذر والذي بدوره يجذب من التربة بواسطة الجذر . ويصبح الجهد المائى للعصير الخلوى أكثر سالبية حينما

(١) بالطبع كل من الخلايا العمادية والإسفنجية تحوى على بلاستيدات خضراء .



شكل ٣ - ٩ : قطاع عرضي لورقة ذات فلكة واحدة - الذرة (Zea mays) . لاحظ الخزمة الوعائية المغلفة
المغطاة بخلايا غمد الخزيرة الكبيرة .

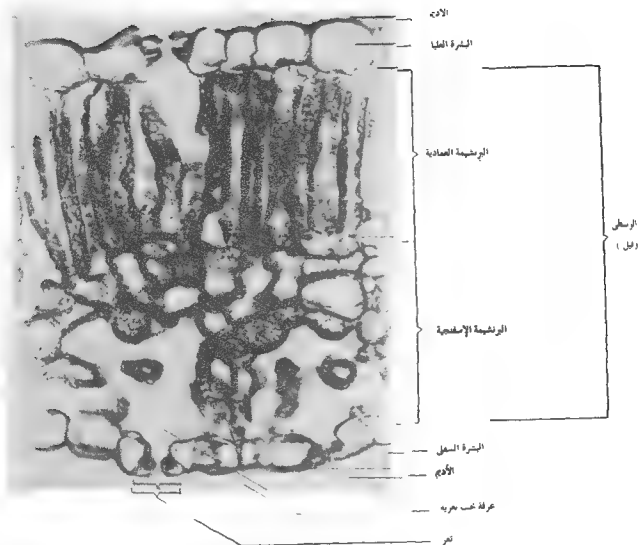
C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهددة من :

يخضع لزيادة سالبية الضغط (التوتر أو الإجهاد) ، وربما يمكن توضيح هذه العلاقة
بالمعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_s + (-\psi_p)$$

والنتيجة الطبيعية لزيادة سالبية الجهد المائي هي زيادة امتصاص الماء .

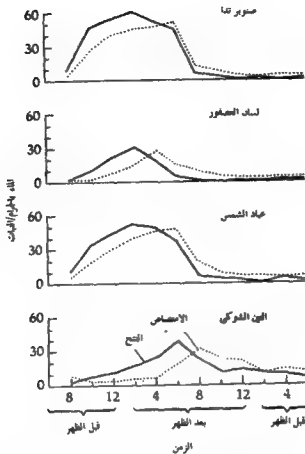


شكل ٣ - ١٠ : قطاع عرضي في ورقة ذات فلقين .

C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

يحدث امتصاص الماء بالطريقة التي شرحت كنتيجة لنشاط النتح (transpiration) في المجموع الخضرى ، والجذر يعمل كعضو ماص (كسطح ماص) . هذه الظاهرة قد أيدت بوضوح بالحقيقة حيث أن المجموع الخضرى يمكنه امتصاص الماء خلال الجنور الميتة وربما في الحقيقة يحصل عليه بمعدل أسرع . أيضاً مقاومة الحصول على الماء بالجنور الحية ربما ترجع إلى الخلايا الحية للجذر (24) .



شكل ٣ - ١١ : معدلات النتح والإمتصاص (جرام/نبات) في صنوبر تدا (Loblolly pine)^(١) ، ولسان الصنوبر Ash^(٢) وعباد الشمس sunflower^(٣) ، واليان الشوكي^(٤) (Opuntia) في يوم صيفي حار صاى .
P.J. Kramer, 1937, Am. J. Bot. 24, 10. عن :

إمتصاص الماء بواسطة أجزاء النبات الهوائية Absorption of Water by Aerial Parts of Plant

إمتصاص الماء على صورتيه السائلة والبخارية تحدث بدرجة محدودة بواسطة الأجزاء الهوائية لمعظم النباتات . والدرجة التي يمتد إليها حدوث هذه الظاهرة ربما تتوقف على الجهد المائى لخلايا الورقة ونفاذية طبقة الأديم cutin layer (17) . على سبيل المثال قد وجد كل من روبرتس وسوثويك وبالميتير 33 Roberts, Southwick and Palmiter أن طبقة الأديم على أوراق تفاح مكتنوش McIntosh غير مستمرة ولكنها توجد في صفائح متوازنة مع الجندر الخارجية للبشرة^(٥) . كما وجدوا خلال هذه الطبقات المبعثرة من الأديم طبقات متوازنة لمواد

(١) الإسم العلمى لهذا النبات هو (Fragaria Spp) ، (٢) Helianthus annuus (٣) Cactaceae (٤) أى لا تكون طبقة مصلة ولكنها في صورة صفائح مبعثرة على سطح الورقة .
(٥) يتبع العائلة

بكتينية *pectinaceous material* ذات قدرات امتصاص مائية جيدة . هذه المادة لا تتخلل فقط طبقة الأديم عند أسطح الورقة ولكنها تمتد رأسياً إلى امتداد التعميق داخل الورقة (أى تتخلل الأنسجة الداخلية للورقة) . لذلك فهي تكون ممر مستمر للماء من سطح الورقة إلى النسيج الوعائى . وبكل وضوح فإن نفاذية طبقة الأديم لورقة مكنتوش للماء هى بالطبع

يعتقد بعض الباحثين أن الماء الممتص بواسطة الأوراق يمكن أن ينتقل في الاتجاه العكسى خلال النبات ويمكن أن ينتشر الماء من خلال الجذر إلى التربة . فقد أوضحت الدراسات التي قام بها كل من بريزيل Breazeale بمفرده أو مع مك جورج Mc George (4,5,6,7) أن كلاً من نباتات الطماطم والذرة تستطيع أن تحرك الماء الممتص عن طريق الأوراق في الاتجاه العكسى إلى التربة . هذا الاتجاه يمكن أن يحدث بالطبع وقطع عن طريق تدرج الجهد المائى المجهذ لهذا التحرك في هذا الاتجاه .^(١)

نظام المكون غير الحى ، ونظام المكون الحى (الأبوبلاست والسيمبلاست)

Apoplast and Symplast

أول من أطلق هذين الاصطلاحين هو منخ Münch (30) في دراساته على انسياب الماء* والمحلول في النبات . وقد وجد علماء النبات العصيرين أن هذين الإصطلاحين مناسبان لشرح مرور وامتصاص وانتقال الماء والمحلول . وقد ذكرنا بالشرح أن الماء يمكن أن ينتقل عبر قشرة الجذر خلال نظام ارتباط الجذر الخلوية *interconnecting cell walls* وعبر المسافات بين الخلوية (المسافات البينية) قبل وصوله إلى شريط كاسيرى لجذر البشارة الداخلية (الأندودرمز) . ومن خلال الأندودرم والبريسكيل فإن الماء يبلل بالتالى جذر خلايا الخشب . وقد أطلق منخ Münch على الاتصال والاستمرارية الغير حية^(٢) والتي تتضمن جميع الخلايا غير الحية وجذر خلايا الخشب إصطلاح أبوبلاست *apoplast*^(٣) ، وبالتالى فقد اعتبر العلماء أن أبوبلاست *apoplast* ذلك النظام الذى يتضمن جميع الخلايا غير الحية وجميع الجذر والمسافات بين الخلوية في الجذر والمجموع الخضرى (السيقان والأوراق) التي ينتقل عن طريقها الماء والذائبات . وبكل وضوح ولما كانت الخلايا الحية لا يشملها انتقال الماء بهذا النظام لذلك فلا يرجع ذلك الانتقال إلى فعل الأزموزية المباشرة

(١) أى الاتجاه العكس من الأوراق ثم إلى الساق ثم إلى الجذر ثم إلى التربة .

(٢) المقصود بها هنا هو إستمرارية واتصال الماء عبر تلك الأجزاء غير الحية .

(٣) *apo* تعنى بدون (و *plast* . المكون) أو الصورة (

ولكن يرجع ذلك إلى الفعل الشعري capillary action أو كما في الذائبات إلى الانتشار الحر .

تحرك الماء والذائبات إلى الخلايا الحية للنبات ترجع إلى الأزمونية (الماء) ، والانتشار الحر (الامتصاص السلي للذائبات) أو الامتصاص النشط (الذائبات) . هذا الإستمرار الاتصالي الحى living continuum في النبات يشمل البلازموديمات والعناصر التى تتخلل الغشاء السيتوبلازمى ، قد أطلق عليها منخ Munch السمبلاست Symplast ، هذا وسوف تتناول هذين النظامين في الفصول القادمة التى تتناول امتصاص العناصر .

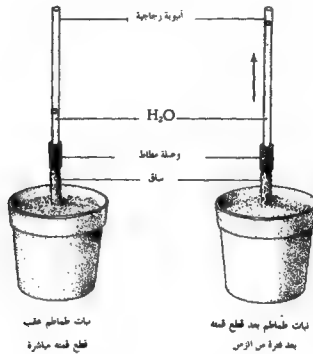
الماء الذى يمتص ينتقل من التربة إلى داخل النبات على طول تزايد سالبيه تدرج الجهد الأزموزى - أى أن الماء ينتقل خلال بشرة وقشرة الجذر ثم إلى أعمدة الخشب بسبب زيادة تدرج الطاقة التى تظهر وتولد بواسطة وكنتيجة التركيز النسبى للمذاب . وربما نتعجب ، عن كيفية ازدياد محتوى الخلايا الداخلية من الملح عن الخلايا الخارجية للجذر . إمتصاص وتراكم الملح بواسطة خلايا الجذر يحتاج إلى طاقة أيضا (أنظر الفصل السادس) . وقد اقترحت نظرية كرافت وبروير (9) Crafts and Broyer أن هناك نقص في كل من O_2 وتدرج الطاقة وهناك زيادة في تدرج CO_2 من القشرة إلى الأوعية stele (الخلايا الناقلة) . حيثئذ لابد أن يكون النشاط الأيضى في أقل مستوى في الخلايا الداخلية في منطقة أعمدة الخشب . ولما كان هناك احتياج للطاقة لتساعد على تراكم وجذب الملح ضد تدرج التركيز لذلك فإن الخلايا الموصلة على النقيض من خلايا القشرة التى تفضل فقد الذائب إلى أعلى . ولما كان الانتشار العكسى خلال شريط كاسبرى المانع من المستحيل ، لذلك فهناك فقد في اتجاه واحد للملح إلى تجويف خلايا الخشب . ولا بد للماء أيضاً أن يسلك هذا الطريق في مروره في اتجاه واحد ولا بد أن ينتشر من محلول التربة ذا الجهد الأزموزى الأقل سالبيه إلى العصير ذا الجهد الأزموزى الأكثر سالبيه في أعمدة الخشب للإسطوانة الوعائية .

إنتقال الماء Translocation of Water

الضغط الجذرى Root Pressure

جنوع الأشجار المتبقية بعد قطع مجموعها الخضرى وكذلك سيقان العشيبات المقطوع قسمها الخضرية والمتصلة بالجذور عادة ما تعطى مظهراً مرئياً للضغط الجذرى . وربما نلاحظ عصير الخشب تحت تأثير هذا الضغط خارجاً من النهايات المقطوعة والمتبقية من تلك الجنوع . لو قطع نبات طماطم مروي جيداً ووضع على الجذع المتبقى أنبوبة مطاط محكمة التثبيت ووضع في نهايتها أنبوبة زجاجية محتوية على

بعض الماء ثم نضع علامة على مستوى سطح الماء في هذه الأنبوبة الزجاجية وتركها فترة من الزمن نلاحظ بعدها ارتفاع مستوى سطح الماء في تلك الأنبوبة . شكل ٣ - ١٢ يوضح أن الماء يدفع إلى أعلى في الأنبوبة الزجاجية .



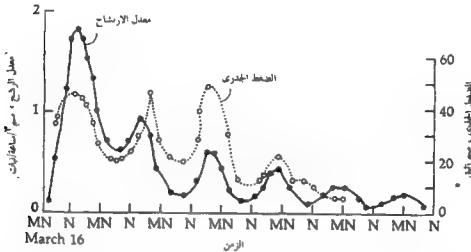
شكل ٣ - ١٢ : إثبات وإظهار الضغط الجذري . لاحظ ارتفاع السائل (سوائل مرتشحة) في الأنبوبة الزجاجية .

وقد عرف ستوكنج (40) Stocking/الضغط الجذري بأنه الضغط الذى ينشأ في عناصر القصيبات للخشب والذي ينتج من النشاط الأيضي للجذور ، وبالتالي يوصف الضغط الجذري بأنه عملية نشطة . وتحرك الماء إلى الساق نتيجة للضغط الجذري يرجع إلى الميكانيكيات الأزموزية التي تتولد كنتيجة للإمتصاص النشط للملح بواسطة الجذور .

الضغط الجذري والذي ينشأ نتيجة تراكم الذائب في أعمدة الخشب ، يظهر أنه يتأثر بالعوامل التي تؤثر أيضاً على التنفس (على سبيل المثال الإجهاد الأوكسجيني oxygen tension والمخدرات (narcotics) والأكسين (auxin) ومثبطات التنفس respiration inhibitors) . وقد لاحظ العديد من الباحثين (18, 19, 35, 45) تقلب يومي ذاتي

an autonomic diurnal fluctuation في الارتشاح الناشئ عن الضغط الجذري . شكل ٣ - ١٣ يوضح مثلاً عن طبيعة الإيقاع للضغط الجذري الارتشاهي (exudations) . لاحظ الارتباط الشديد بين دورية الضغط الجذري ومعدل الارتشاح والذي يمكن أن يعرف بأنه السرعة النسبية لانطلاق السائل عند السطح المقطوع للساق .

عند نزع قمم نباتات الطماطم وترك جزء من الساق متبقية مع الجذور ثم غُمست تلك الجذور في محاليل ذات تركيزات مختلفة من الملح فإن تلك المعاملات تظهر معدلات ارتشاح مختلفة (2) ، حيث ينتج معدل ارتشاح منخفض عند وضع الجذور في محاليل من الملح منخفضة التركيز .



شكل ٣ - ١٣ : القلب اليومي في معدل الارتشاح والضغط الجذري لنباتات عباد الشمس مقطوعة القمة .
Y. Vaadia 1961. *Physiol. Plant.* 13:701.

عن :

وقد اقترح فاديا (45) Vaadia أن القلب اليومي في معدلات الارتشاح تكون بسبب الانتقال الدوري للملح إلى الخشب ؛ وبكل وضوح هذه لابد أن تسبب دورية في عظم الجهد الأزموزي لأعمدة الخشب ، والتي لابد أن يكون لها تأثير على التغير في معدل امتصاص الماء بالنسبة للتغير في تدرج الجهود الأزموزية .

لا بد أن تنوه هنا أن امتصاص الماء بهذا الأسلوب لا يحتاج إلى بذل طاقة مباشرة ، والطاقة التي تبذل هنا هي في امتصاص وتراكم الأملاح ، إلا أن الجهد المائي هو القوة الدافعة المسؤولة عن امتصاص الماء .

حاول بعض الباحثين الأوائل في شرح وتوضيح صعود الماء في النبات بأنه نتيجة

الضغط الجذرى . إلا أن العلماء يعتقدون في أن عظم هذا الضغط غير كاف لدفع الماء إلى الإرتفاعات الشاهقة في معظم الأشجار . وبالرغم من أن الباحثين قد لاحظوا قِماً أكثر من ٦ ضغط جوى (48) ، إلا أن الضغوط الجذرية الأعلى من ٢ ضغط جوى نادراً ما يتم الحصول عليها . وفي الحقيقة فإن الضغط الجذرى تحت أى قيم غائب بالكامل في المخروطيات التي تضم أعلى الأشجار العملاقة . بالإضافة فإن تقدير قابلية الضغط في دفع الماء إلى الإرتفاع المناسب لا يأخذ في الحسبان مقاومة الاحتكاك في مرور الماء خلال أعمدة الخشب .

سبب آخر عن احتمال عدم كون الضغط الجذرى هو العامل الأساسى في صعود الماء في النبات هو أن معدلات الإرتشاح exudation تكون في العادة أبطأ عن المعدلات العادية للنتح . وأيضاً عصير الخشب تحت الظروف العادية يكون بصفة عامة تحت إجهاد وتوتر وجذب بدلاً من الضغط ، تلك الملاحظة التي حسنت التضارب في أن الضغط الجذرى ليس العامل الأساسى الهام في انتقال الماء . ومع ذلك يجدر بنا أن ننوه هنا أنه عندما تكون ظروف النتح ضعيفة ، ربما يكون الضغط الجذرى هو العامل الهام في تحرك الماء . في بعض النباتات يفقد الماء على الصورة السائلة ، كما هو الحال في الإدماع guttation ، تلك الظاهرة التي تسبب عن الضغط الجذرى ، والتي غالباً ما تلاحظ تحت الظروف الغير مُشجعة للنتح^(١) .

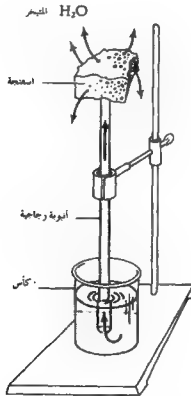
النظرية الحيوية Vital Theory

يعتقد الباحثون الأوائل أن صعود الماء في النبات يقع تحت تأثير « الأنشطة الحيوية » (vital activities) في الساق . هذا الاعتقاد بنى على أساس أن الخلايا الحية توجد في أنسجة الخشب (برنشيمة الخشب وخلايا الخشب الشعاعية) كحقيقة واقعة . إلا أن التجارب التي أجراها (41,42) سترسبرجر Strasburger وآخرون أدت إلى استبعاد النظرية الحيوية لانتقال الماء بواسطة علماء النبات المعاصرين . على سبيل المثال وجد سترسبرجر Strasburger أن السيقان التي قتلت خلاياها الحية بواسطة امتصاص السموم مازالت قادرة على نقل الماء .

(١) أى عند غلق الثغور ليلاً في الليالي الدافئة .

نظرية الشد المتناسك Cohesion- Tension Theory

لو أحضرنا أنبوبة زجاجية طويلة مفتوحة الطرفين ومُلئت بالماء ثم بُنِتت على طرفها العلوى إسفنجة مبللة بالماء وغمس طرفها السفلى في كأس به ماء ، ولاحظ هنا أن هناك اتصال مستمر في كل من الإسفنجة والأنبوبة الزجاجية والكأس دون أى انقطاع لإتصال الماء في هذا النظام (أنظر شكل ٣ - ١٤) ، فإن أى فقد للماء بالبخار في الإسفنجة يسحب محله ماءً من عمود الماء في الأنبوبة الزجاجية والتي بدورها تسحب ماءً من الكأس ، ويمكن إسراع تلك العملية بوضع الإسفنجة تحت تيار هواء مروحة أو بوضع لمبة حرارية فوق الإسفنجة أو بالإثنين معا حيث يزداد معدل البخر من سطح الإسفنجة تحت ظروف تيار الهواء الجاف نسبياً ومع ارتفاع حرارة الجو المحيط بالإسفنجة . ومعدل صعود الماء في الأنبوبة الزجاجية يتناسب طردياً مع معدل البخر من الإسفنجة .



شكل ٣ - ١٤ : تجربة توضح نظرية الشد المتناسك . الماء المتبخر من سطح الأسفنجة يجلب محله ماء من الأنبوبة الزجاجية والتي بدورها تحصل على الماء من الكأس ليعادل ما فقدته من ماء .

كيف يكون محتماً دفع الماء إلى الأنبوبة الزجاجية دون أن يحدث انقطاع لعمود الماء ؟ وكيف يندفع عمود الماء إلى أعلى على جدار الأنبوبة الزجاجية بالرغم من أن هذا العمود من الماء يقع تحت تأثير شد داخل من المفروض أن يعاكس صعود الماء ؟ وللإجابة على هذين السؤالين لا بد أن نتفهم صفات الماء التماسكية| cohesive واللاصقة adhesive . تتاسك جزيئات الماء بعضها البعض وفي نفس الوقت تتاسك مع جدار الأنبوبة الزجاجية . لذلك لا ينقطع عمود الماء ما لم تغلب قوى الجذب داخل العمود على قوى التماسك والإلتصاق في العمود أو انقطاع العمود بالهواء .

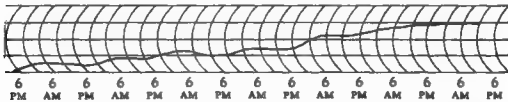
دعنا الآن نقارن بين هذا المثال الفيزيائي مع النبات الذى ينمو تحت ظروف التربة الطبيعية . يمكننا تشبيه ماء الكأس بماء التربة ، كما يمكن تشبيه الأنبوبة الزجاجية إلى حد ما بالنسيج الوعائى الناقل للماء في النبات (حيث تعتبر الأوعية أكثر شبهاً في هذا المقام) كما يتشابه السطح المبخر للإسفنجة مع السطح المبخر للنسيج الوسطى للورقة النباتية . ولو افترضنا عدم انقطاع عمود الماء الواصل بين ماء التربة وداخل الجذر وخلال أعمدة الماء في الساق حتى الأوراق وهذه حقيقة ، لأدركنا كيفية انتقال الماء من التربة إلى الأسطح العالية في النبات عكس الجاذبية الأرضية لأن الماء لا يصعد إلى أعلى إلا بقوى شد أو جذب من أعلى (أو بقوى دفع من أسفل وهذا غير وارد في مثلنا هذا حيث أن الماء يصعد بقوى الشد والجذب من أعلى) . وكلما تبخر الماء من خلايا النسيج الأوسط للورقة فإن ذلك يسبب نقص في الجهود المائية (أى يجعله أكثر سالبية) لخلايا النسيج الأوسط للورقة الملاصقة مباشرة لحيز الهواء حول الورقة . والماء المفقود عن طريق أسطح الخلية يحل محله ماء يتحرك من خلية إلى أخرى داخل النسيج الأوسط على طول تدرج الجهد المائى المحيذ لهذا الاتجاه . وفي النهاية فإن تحرك الماء داخل الورقة يعتمد على انتقال الماء من عناصر الخشب في العروق الورقية وبالتالي يسبب جذب أو يضع الماء في نسيج الخشب تحت تأثير حالة من الشد من أسفل . هذه الحالة من الشد تستمر خلال عمود الماء غير المقطوع أى عمود الماء المستمر الإتصال (الذى يرجع إلى الخاصية التماسكية اللاصقة للماء) من الأوراق إلى المجموع الجذرى . والجهد المائى في الخلايا الحية للمجموع الجذرى على طول الجذر الخلوية يصبح أكثر سالبية بالنسبة إلى الجهد المائى للتربة وبالتالي تشييط وتشجيع الإمتصاص .

هل لدينا أى ملاحظات تدل على أن محتوى الأوعية الخشبية يقع تحت تأثير شد في النباتات العادية النائمة وهى حقيقة واقعة فعلاً ؟ في الواقع لا توجد ملاحظات مباشرة ، وبالتالي قياس الشد المباشر بالطرق المعروفة لا بد أن يمزق ويفصل أعمدة الماء وبالتالي

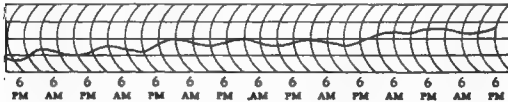
فيستبعد الشد الموجود فعلاً . إلا أن الملاحظات غير المباشرة تدل على أن محتوى الخشب في النباتات الناتجة في حالة شد وإجهاد وهي أكثر فائدة من الطرق المباشرة وتفي بالهدف بطريقة مرضية .

أوضح ثث (44) Thut أن الفرع المورق المقطوع تحت سطح الماء ثم يلمص السطح المقطوع بزئبق مانومتر يمكن لهذا الفرع أن يجعل عمود الزئبق فوق مستوى البارومتر . عمود الماء الملاصق للزئبق في المانومتر لا بد أن يكون في حالة شد تحت الظروف التي ذكرت من قبل . لو قطع فرع خشبي لنبات سريع النتح فإن الماء في عناصر الخشب تقطع وتبتعد عن منطقة القطع أى تتراجع إلى داخل الأوعية الخشبية نتيجة للشد الواقع عليه وبالتالي يدل على أن الماء في الساق يقع تحت شد أو إجهاد (44) . هذه الظاهرة هي القاعدة الأساسية التي بنيت عليها طريقة قنبلة الضغط المستخدمة في تقدير الجهد المائي . ربما من أكثر الطرق التي تثبت أن الماء يقع تحت شد في النباتات الناتجة هي تلك التي تعتمد على القياسات الليانية للأشجار .

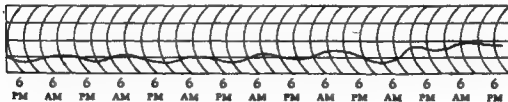
May 27-June 3



July 1-9



July 9-16



AM = قبل الظهر PM = بعد الظهر

شكل ٣ - ١٥ : التفورات في القطر النسبي للزان الأمريكي (American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) مع الوقت ، كما قيست بالدندروجراف dendrograph . جمعت تلك البيانات لمدة ٣ أسابيع . لاحظ نقص القطر خلال فترات الصبح العالي وزيادة القطر خلال فترات نقص الصبح .

H.C. Fritts. 1958. Ecology. 39:705.

عن :

عندما يقع الماء في عناصر الخشب تحت شد ، وبسبب خواصه اللاصقة فإنه يسبب انكماش في أقطار خلايا الخشب وبالرغم من أن هذا النقص لا يمكن قياسه في الخلايا الفردية إلا أن التأثير الكلى لهذا الشد يمكن تدوينه بواسطة ما يطلق عليه الدندروجراف dendrograph^(١). هذا الجهاز يعطى تسجيلاً مستمراً للتغيرات في قطر الجذع خلال فترات من الزمن . وكما هو متوقع فيوجد نقص في القطر خلال فترات النتح العالى وزيادة في فترات نقص النتح . لاحظ في شكل ٣ - ١٥ أنه عندما يكون النتح منخفضاً نسبياً في نهاية مايو وأوائل يونيو فإن قطر الجذع يسجل فقط لإختلاف طفيف . إلا أنه في يوليو عندما يرتفع ويزداد النتح فإن الإختلاف في قطر الجذع يكون واضحاً .

أعتقد أننا قد اقتنعنا الآن بأن الخواص التماسكية واللاصقة للماء وأيضاً الخواص التشريحية لنسيج الخشب هي المسؤولة عن صعود الماء إلى أعلى النبات عبر سلاسل الأعمدة غير المنكسرة - إلا أننا الآن نتساءل : هل تستطيع قوة الشد tensile strength للماء تدعيم عمود الماء الذى يلزم للوصول إلى القمم العالية للأشجار ؟ وكما لا بد أن نتوقع ، فإن الإجابة بالطبع نعم . قياسات قوى الشد للماء تزيد عن ٣٠٠ بارز . ولصعود الماء إلى قمة شجرة طولها ٤٠٠ قدم يلزم إختلاف في الضغط بين القمة والقاعدة يساوى حوالى ١٣ بارز . بالإضافة إلى ذلك فإن الماء عند تحركه في نسيج الخشب يقابل بمقاومة نتيجة للإحتكاك . وبالرغم من أن هذا الإحتكاك يعتبر كبيراً نسبياً ، إلا أن قوى الشد للماء كافية للتغلب على قوى الإحتكاك والجاذبية التى تقاوم صعود الماء عمودياً في النبات .

أول من قدم نظرية الشد التماسك هو العالم ديكسون (11,12) Dixon ، وهى من أكثر النظريات قبولاً اليوم لتفسير انتقال وصعود الماء في النبات . الضغط الجبرى قادر على تحريك الماء إلى أعلى النبات ، ولكنه ليس بالكمية ولا بالارتفاع المطلوب واللازم لمعظم النباتات . ومن المحتمل أن البرهان الأقوى لنظرية الشد التماسك هى أنها النظرية الوحيدة التى تستطيع تقدير كمية ومعدل تحرك الماء في النباتات الناشئة بشدة . ومع ذلك ، لا بد أن نتذكر أن أى ظاهرة فسيولوجية (فقد الماء ، تراكم النائب أو تحركه ، إمتصاص العناصر) والتى تسبب بطريق مباشر أو غير مباشر زيادة سالبيه الجهود المائية مع زيادة تخرج الجهود المائية من مكان إلى آخر سوف تؤثر على تحرك الماء . وأكثر خواص

(١) يعنى جهاز الرسم البيانى للأفجار .

الديناميكية الحرارية للماء أهمية فيما يختص بانسياب وتدفق الماء في النظم الحيوية هو جهده المائي . يميل الماء للتحرك طبقاً لقانون الديناميكية الحرارية في الاتجاه من الأعلى (أقل سالبية) إلى الأقل (الأكثر سالبية) جهود مائية .

تتميز عملية انتقال الماء من الجنر إلى الأوراق بالعملية المحبذة والمحفزة للطاقة (الأزموزية) والتي ترتبط من خلال الخواص التماسكية واللاصقة للماء إلى حد تنشيط عملية رفع وسحب الماء إلى القمم العالية للأشجار ضد قوى الجاذبية وقوى المقاومة التشريحية . ولايتشابه انتقال الماء مع تلك العمليات الكيميائية المنتجة أو المستهلكة للطاقة اللازمة لإمساك واستغلال طاقة الكائن الحي . وفي الحالة الأخيرة فإن الارتباط يمر بخواص وصفات فزيائية وكيميائية خاصة بكل مادة كيميائية معينة .

الأسئلة :

- ٣ - ١ أذكر عوامل التربة التي تؤثر على إمتصاص الماء بواسطة الجذور . إشرح فعل كل عامل على عملية إمتصاص الماء .
- ٣ - ٢ عرف الإصطلاحات التالية : السعة الحقلية *field capacity* ، النسبة المثوية للذبول الدائم *permanent wilting percentage* ، الإجهاد الرطوبي الكلي للتربة *total soil moisture stress* . هل توجد اختلافات لهذه القياسات في أنواع التربة المختلفة باستخدام النباتات المختلفة ؟ إشرح .
- ٣ - ٣ ماهي الظروف الأكثر ملائمة بين النبات والتربة التي يفضل تحتها امتصاص الجذور للماء ؟ إشرح .
- ٣ - ٤ هل لابد من تسميد المحاصيل خلال أوقات الجفاف ؟ إشرح .
- ٣ - ٥ إشرح طريق الماء من خلية البشرة في الجذر ماراً بالأنسجة المختلفة للجذر والساق والورقة حتى خروجه أخيراً على صورة بخار إلى الجو .
- ٣ - ٦ من معلوماتك في النبات العام ، بما تسمى أنواع الخلايا المختلفة التي توجد في أنسجة : الخشب ، اللحاء ، القشرة ، الكميوم ، السيج الوسطى للورقة ، الحزم الوعائية .
- ٣ - ٧ ما هي الأنظمة غير الحية *apoplast* والأنظمة الحية *symplast* للنبات ؟ ولماذا أطلق هذان الإصطلاحان ؟
- ٣ - ٨ إشرح الميكانيكا الأساسية التي لها أهمية في انتقال الماء في النبات . مع الأخذ في الاعتبار أهمية كل من : الأزموزية ، تدرج الجهد المائي ، صفات التماسك والإلتصاق للماء .
- ٣ - ٩ هل النتح لازم بالكامل لانتقال الماء في النبات ؟ كيف تحصل الخلايا النباتية على الماء عندما يكون النتح في أقل مستوى ؟
- ٣ - ١٠ عندما ينتقل الماء بسرعة عالية نسبياً فإنه يخضع لظروف توتر وشد عالية في العناصر الموصلة . ما الذي يمنع إنكسار أعمدة الماء تحت هذه الظروف ؟
- ٣ - ١١ لماذا تقطع زهور القطف المستخدمة « كدهكور » تحت سطح الماء ؟
- ٣ - ١٢ تسبب طفيليات نباتية معينة في ذبول النبات . ماهو التأثير المحتمل الذي تسببه تلك الكائنات على انتقال الماء في النبات ؟

قراءات مقترحة

- Dainty, J. 1976. Water relations of plant cells. In U. Lüttge and M.G. Pitman, eds., *Encyclopedia of Plant Physiology*, 2A. Berlin: Springer.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
- Kozlowski, T.T., ed. 1968-1978. *Water Deficits and Plant Growth*. vols. 1-5. New York: Academic Press.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Meidner, H., and D.W. Sherriff. 1976. *Water and Plants*. New York: Wiley.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant Water Relations*. New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. New York: St. Martin's Press.

أسئلة

- ٤ - ١ أذكر العمليات المحتملة التي من خلالها يفقد الماء . إشرح كل عملية
- ٤ - ٢ أذكر الطرق المستخدمة في قياس النتح . إشرح نظرية كل طريقة .
- ٤ - ٣ هل كل من ثغور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين متشابهتان في المظهر ؟ وهل كل منهما تفتح بطريقة واحدة ؟
- ٤ - ٤ ما أهمية البوتاسيوم في فتح وغلق الثغور ؟
- ٤ - ٥ ما هي بعض التفسيرات القديمة لفتح وغلق الثغور ؟ وهل لها قواعد تجريبية وهل توجد ميكانيكية عامة لفتح وغلق الثغور ؟ إشرح .
- ٤ - ٦ إشرح من وجهة نظرك الخاصة لماذا تفتح ثغور نباتات القنيل الحمضى العصارى التشحمى خلال الليل وتغلق خلال النهار ؟
- ٤ - ٧ أذكر بعض العوامل المؤثرة على فتح وغلق الثغور ، وكيف يمكن لهذه العوامل أن تدخل في تنظيم السلوك الثغرى ؟
- ٤ - ٨ ما هي الدراسات التجريبية التي لا بد من إجرائها لإثبات أن نباتات الخساصيل التي يرغب في زراعتها في البيئة الجافة ؟
- ٤ - ٩ ما هي مضادات النتح وكيف تعمل ؟
- ٤ - ١٠ هل عملية النتح لازمة لتبريد النباتات في المناطق المعتدلة ، خاصة في منتصف النهار ؟ إشرح .

قراءات مقترحة

- Aylor, D.E., J.-Y. Parlange, and A.D. Krikorian. 1973. Stomatal mechanics. *Am. J. Bot.* 60:163-171.
- Clark, C. 1970. *The Economics of Irrigation*. London: Pergamon Press.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
- Fisher, R.A., and T.C. Hsiao. 1968. Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and role of potassium absorption. *Plant Physiol.* 43:1958-1968.
- Jensen, M.E. 1972. Programming irrigation for greater efficiency. In D. Hillel, ed., *Optimizing the Crop Yield*. New York: Academic Press.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309-340.
- Stocking, C.R. 1956. Guttation and bleeding. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:489. Berlin: Springer.
- Thut, H.F. 1928. Demonstration of the lifting power of evaporation. *Ohio J. Sci.* 28:292.
- Whyte, W.T. 1981. The land and water squeeze on our food. In J. Hayes, ed., *Yearbook of Agriculture*. Washington, D.C.: USDA.
- Willmer, C.M., and J.E. Pallas, Jr. 1973. A survey of stomatal movements and associated potassium fluxes in the plant kingdom. *Can. J. Bot.* 51:37-42.



اكتشاف ووجود وميسورية العناصر الأساسية

Detection, Occurrence, and Availability
of Essential Elements



نباتات الخيار نامية تجارياً في مزرعة سائلة (هيدروپونيكية hydroponically) .

E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

مهداه من :



سوف نتناول بالمناقشة في الثلاث فصول التالية المبادئ الأساسية للتغذية المعدنية . ذلك الموضوع الذى أدركه المزارعون الأوائل منذ عرف الإنسان الزراعة ولكنهم لم يفهموه جيداً . فقد أدرك المزارع البدائى أن إضافة البقايا النباتية والحيوانية إلى التربة تزيد من محصول المحاصيل النباتية . وظل الحال هكذا حتى جاء العالم وودوارد (57) Woodward بملاحظاته في عام ١٦٩٩ التى دلت على أن النباتات يمكنها العيش والنمو الجيد في الماء الموحل (المختلط بالطين muddy water) عنها في ماء المطر الراثق مما حير الباحثون عندئذ . والسهولة التى مكنتنا من شرح هذه الظاهرة اليوم ما هى إلا نتيجة لتجميع تلك الأبحاث التى قام بها العلماء الرواد الأوائل .

لا بد من الاعتراف بفضل العالم دى سوسيه (15) de Sausure الذى مهد الطريق لمعرفة حاجة النبات إلى العناصر الموجودة في التربة ، حيث أوضح في عام ١٨٠٤ أن العناصر غير العضوية التى توجد في رمد النبات يتم حصوله عليها خلال مجموعته الجذرى ، كما أثبت أيضاً أن النتروجين والعناصر المعدنية التى يتحصل عليها النبات من التربة هى ضرورية لنموه وإثباته . وعلى الرغم من قوة الملاحظات التجريبية التى قدمها دى سوسيه إلا أن أهمية مساهمة رمد النبات الغير عضوى في عطاء النبات العام لم تكن معروفة جيداً حتى ظهر العالم الفذ ليبج Liebig الذى قدم تقريره العلمى للمجمع البريطانى لتقدم العلوم British Association for the Advancement of Science في عام ١٨٤٠ الذى فتح الطريق أمام الإمداد بالمعلومات الخاصة بالتغذية المعدنية اليوم .

العناصر الموجودة في النباتات Elements Found in Plants

العناصر الضرورية Essential Elements

في عام ١٨٣٠ أجرى كل من ساكس ونوب Sachs and Knop سلسلة من المحاولات لتقدير المحتوى المعدنى للنباتات تجريبياً . وباستخدام المزارع السائلة ، (محاليل مائية مغذية تغمس فيها جذور النباتات) ، قد تمكنا من معرفة ضرورة العناصر العشر التالية للنبات : الكربون (C) ، الهيدروجين (H) ، الأوكسجين (O) ، النتروجين^(١) (N) ، الفسفور (P) ، البوتاسيوم (K) ، الكالسيوم (Ca) ، الكبريت (S) ، المغنسيوم (Mg) ، الحديد (Fe) . وقد عُرفت تلك العناصر العشرة بصفة عامة بأنها كل العناصر المحتاج إليها النبات لنموه وإثباته الجيدة . إلا أننا اليوم نعرف أن كميات

(١) يعرف أيضا باسم الآزوت Azote .

دقيقة من عناصر خمسة أخرى على الأقل ضرورة لمعظم النباتات ، وعناصر عديدة أخرى لازمة بصفة خاصة لنباتات معينة . تلك الطريقة التي أجراها كل من ساكس ونوب لنمو النبات في محاليل مغذية مائية تستخدم اليوم على النطاق التجريبي وأيضاً على مستوى الإنتاج التجارى وهى تعرف بالمزارع المائية hydroponic culture .

العناصر الصغرى^(١) Trace Elements

لما كانت طرق التحليل الكيميائى فى عهد ساكس ونوب غير دقيقة بالمقارنة بالطرق الأكثر دقة المستخدمة اليوم ، لذلك فإن هناك كميات دقيقة من عناصر معينة فى النبات تسمى بالعناصر الصغرى لم يتمكنوا من إدراكها أو تقديرها هذان العالمان فى عهدهما . كما أن وجود شوائب تلك العناصر فى الماء^(٢) المستخدم فى تلك المزارع المائية والتي لم يتمكنوا من تداركها ، لذلك فإن العناصر التى يحتاجها النبات بكميات دقيقة والتي توجد كشوائب فى الماء المستخدم يمكن أن تمد النبات بحاجته من هذه العناصر . لذلك فقد ظلت تلك العناصر ذات الوظيفة الأساسية مجهولة لفترة طويلة . وفى أوائل القرن العشرين وباستحداث طرق التحليل الدقيق وباستخدام الماء ذى النقاوة العالية^(٣) ، فإن حاجة النبات لبعض تلك العناصر الدقيقة بدأت فى الظهور . أول من أوضح حاجة النبات للمنجنيز اللازم لنموه الطبيعى هو برتراند (8) Bertrand وحتى عام ١٩٣٩ قد أدركت حاجة مختلف النباتات لكل من : المنجنيز (Mn) والزنك^(٤) (Zn) ، واليورون (B) والنحاس (Cu) ، والمولبدنوم (Mo) لذلك فإن قائمة العناصر اللازمة للنمو الطبيعى وإنمائية معظم النباتات هى C, H, O, N, P, K, Ca, Mg, Fe, والعناصر النادرة . Mo, Cu, B, Zn, MN

بالإضافة إلى تلك العناصر التى سبق ذكرها فإن هناك عناصر أخرى أساسية للنمو

(١) تعرف أيضاً باسم العناصر الدقيقة micro-elements - وهى لا تنحى إلا أن النبات يحتاجها بكميات قليلة نسبياً بالنسبة للعناصر العشرة الأخرى إلا أن أهميتها للنبات عظيمة للغاية ولا تقل أهمية عن أى من العناصر العشرة الأخرى .

(٢) كما توجد فى الأملاح الكيميائية المستخدمة فى المزارع المائية العديد من شوائب العناصر النادرة - كما أن استخدام الأواني غير الزجاجية أيضاً يمكن أن تضيف العديد من شوائب العناصر النادرة إلى المزارع المائية مما ساعد فى تأخر اكتشاف أهمية تلك العناصر للنبات .

(٣) بالطبع أيضاً استخدام أواني زجاجية عالية من الشوائب وأملاح كيميائية عالية النقاوة .

(٤) يعرف أيضاً بالخناسين .

الطبيعى لبعض النباتات المعينة (ولا لمعظم النباتات) وهى الصوديوم (Na) ، والألمنيوم (Al) والسيليكون (Si) والكلورين (Cl) والجاليوم (Ga) والكوبلت (Co) .

طرق الكشف والتأثيرات الفسيولوجية

Methods of Detection and Physiological Effects

تحليل الرماد Ash Analysis

للكشف عن بعض العناصر المعدنية النباتية ، يمكننا أن نضع النبات تحت ظروف الحرارة العالية (حوالى ٥٦٠٠ م) ثم تحليل محتوى الرماد . لا يوجد فى الرماد سوى العناصر المعدنية حيث تتحلل جميع المركبات العضوية التى تخرج على الصورة الغازية ، حيث تخرج العناصر الأولية (الكربون ، والهيدروجين والأكسجين) على صورة ك أ_٢ ، وبخار ماء وأوكسجين ، وبالإضافة إلى عدم تواجد تلك العناصر المكونة أساساً للمادة العضوية ، لا يمكننا أيضاً الكشف عن النتروجين بهذه الطريقة حيث يتصاعد بعضه على صورتى الأمونيا وغاز النتروجين . إلا أنه توجد فى رماد النبات جميع العناصر المعدنية الأخرى التى تمتص من التربة . يوضح جدول ٥ - ١ مثلاً لتحليل المحتوى المعدنى لرماد الذرة (Zea mays) .

وبالرغم من أننا نعتقد أن تحليل رماد النبات كطريقة مناسبة لتقدير الكميات النسبية للعناصر المعدنية فى النبات ، إلا أنه يوجد تباين لإعطاء نتائج يمكن الوثوق فيها أو يمكن أن يعول عليها بهذه الطريقة . على سبيل المثال فإن الحرارة العالية ربما تسبب تبخر vaporization أو تسامى^(١) Sublimation لبعض العناصر . لا توجد العناصر الموجودة فى رماد النبات بصفة عامة بحالة نقية بل توجد على الحالة المؤكسدة . يتوقف التحليل الوصفى qualitative والتحليل الكمي quantitative للعناصر المختلفة فى الرماد على المعاملات الكيميائية المختلفة . احتمالات تراكمية النتائج غير الدقيقة التى تتجمع من تلك المعاملات تكون غاية فى الضخامة بمكان بحيث تسمح للأخطاء الجسيمة فى بيانات التحليل الكمي لمعظم العناصر التى يتحصل عليها من تحليل رماد أنسجة النبات . لا بد أن نؤكد فى النهاية أنه بالرغم من أن تحليل الرماد يمدنا بالمعلومات الخاصة بالكميات النسبية للعناصر الموجودة أو التى تمتص (مثال ذلك الألمنيوم ، والسيليكون) بواسطة

(١) التسامى يعنى تحول المادة الصلبة إلى مادة غازية دون المرور على الحالة السائلة .

النبات إلا أنه لا توجد طرق دقيقة ومرضية لتقدير استفاداة واستهلاك هذه العناصر بواسطة النبات .

جدول ٥ - ١ : تحليل رماد نباتات الذرة صنف برايد سالفين نامية في متهائن - كسانى .

Source: From Plant Physiology by E.C. Miller. Copyright 1938, McGraw-Hill Book Company. Used with permission of McGraw-Hill Book Company

العنصر	الوزن (جم)	الوزن المئلى %
الفرورون	12.2	1.459
الفسفور	1.7	0.203
الزئبقوم	7.7	0.921
الكالسيوم	1.9	0.227
المغنسيوم	1.5	0.179
الكوبلت	1.4	0.167
الحديد	0.7	0.083
السليكون	9.8	1.172
الألومنيوم	0.9	0.107
الكافورين	1.2	0.143
المغنيز	0.3	0.035
عناصر غير محددة	7.8	0.933

مزرعة المحاليل Solution Culture

لم يستغرق العلماء وقتاً طويلاً فى عدم جدوى وفاعلية استعمال التربة كوسط للنمو فى الدراسات الجادة لمدى احتياج النبات للعناصر المعدنية المغذية ، فمن المستحيل تحت أى ظرف من الظروف أن تجعل التربة خالية تماماً من العناصر المعدنية التى يستخدمها النبات ، ثم من المستحيل أن نتحكم بعد ذلك فى كمية المغذيات المعدنية الميسورة للمجذور المغموسة فى التربة . وعلى النقيض من ذلك فإن مزارع المحاليل هى الوسيلة الممتازة للتحكم فى كمية وتناسب الأملاح المعدنية التى تعطى للنبات تحت الظروف التجريبية . وهناك سببان آخران لاستخدام مزارع المحاليل فى دراسات التغذية المعدنية هما الصفات الإذابة الممتازة للماء والسهولة النسبية لتخليص الماء من معظم المؤثرات الملوثة .

وباستخدام الماء كوسط ، فإنه يمكننا إجراء دراسات كمية جيدة عن الاحتياجات الغذائية للنباتات . إلا أن الحصول على نتائج طيبة يعتمد على الاحتياطات الواجب

مراعاتها بشيء من التفصيل . حيث أن النمو المرصى يمكن الحصول عليه باستخدام كميات ضئيلة من العناصر النادرة فإن مشاكل التلوث دائماً قائمة . بعض مصادر التلوث هي الوسط الجوى ، والكيمويات المستخدمة ، والأوعية المستخدمة ، والماء ، والأدوات المستخدمة المختلفة ، والبنور^(١) ، والغبار في الجو المحيط^(٢) . وبالتأكيد لا يمكننا منع هذه المؤثرات الملوثة بالكامل ، ولكننا نستطيع أن نجعلها تحت أقل مستوى ممكن .

وقد دلت الدراسات العديدة على أن أفضل الأوعية لمزارع المحاليل هي المصنوعة من زجاج البوروسيليكات^(٣) borosilicate أو البولي إيثيلين المتعادل neutral polyethylene (20) . وعلى الرغم من ذلك ربما نتوقع باستخدام تلك المواد بعض الملوثات ، مثل وجود البورون في زجاج البوروسيليكات وربما المولبدنيوم والكوبلت في البولي إيثيلين . الماء المقطر في أجهزة تقطير معدنية عادة ما يكون ملوثاً بكميات ضئيلة من النحاس والزنك والمولبدنيوم . وإعادة تقطير الماء المقطر في أجهزة تقطير مصنوعة بالكامل من زجاج البوروسيليكات ضرورى لإزالة تلك المعادن (40، 52) . طريقة أخرى مرضية لإزالة شوائب العناصر النادرة من الماء ، هي إمراره على راتنجات resins^(٤) تبادل الكتيونات والأنيونات (21) .

في دراسات تغذية النبات المبكرة كانت الأملاح الكيميائية المغذية المستخدمة تمثل مصدراً كبيراً للتلوث بالعناصر الدقيقة مما ساعد على تأخر اكتشاف ضرورتها للنبات . تلك المواد قد نقيت بطرق مختلفة قبل اكتشاف أهمية العناصر الدقيقة واكتشاف أعراض نقصها ، أى أن الحصول على أملاح مغذية عالية النقاوة قد مهد الطريق لاكتشاف ضرورة تلك العناصر الدقيقة للنبات وأسهم في دراستها . واليوم فإن تلك الكيمويات المغذية تخضر بطريقة غاية في النقاوة بدرجة كافية لمعظم الدراسات ، وبالرغم من ذلك تلك الأملاح تحتوي على كميات دقيقة من الملوثات .

يتبين لنا من هذه المناقشة أن معظم الصعوبات التي تقابلنا في دراسة التغذية المعدنية

(١) يسمى التدوير وفلقات البلور على كميات لا بأس بها من المغذيات الصغرى

(٢) بالطبع يسمى الغبار في الجو المحيط على كميات من العناصر المسحقة .

(٣) نوع من الزجاج المعتدل وقد يعرف أحياناً باسم الزجاج البورسى pyrex وهو مكون من السيلكات والبورون .

(٤) مواد ذات أسطح نشطة تلتصق الأنيونات والكتيونات والماء التحصل عليه بهذه الطريقة يعرف بالماء الخالى من الأنيونات De ionized water .

ترتبط بالتلوث بالعناصر الصغرى . ودراسة النقص المتسبب عن معظم المغذيات يمكن لأجرائه بسبب حاجة النبات إلى كميات كبيرة نسبياً منها للنمو الطبيعي . ففى مثل هذه الدراسات فإن كميات ضئيلة من التلوث لا تمثل مشكلة خطيرة .

والخطوة التالية هى تجهيز محاليل مركزة من الأملاح غير العضوية تحتوى على العناصر اللازمة للنمو الطبيعي للنبات . وبمجرد تحضير تلك المحاليل وتجهيز الأواني المناسبة وملئها بالماء الخالى من الأيونات (deionized water) فإن المحاليل المغذية يمكن تجهيزها بالإضافة ببساطة بالنسب الصحيحة من محلول العناصر الضرورية المركز الذى سبق تحضيره . جدول ٥ - ٢ يوضح مركبات مرضية للمحاليل المغذية .

يمكن تحضير محلول كامل التغذية ما عدا عنصر واحد يراد دراسة تأثير نقصه على نمو النبات وأعراض نقص هذا العنصر على النبات ودراسته . وكما هو موضح فى شكل ٥ - ١ فإن جنود النباتات تنمى فى المحلول المغذى وتبزغ الساق من خلال فتحة فى غطاء الوعاء . ولإعطاء نظام دعامى فإن الساق فى العادة تثبت فى هذه الفتحة بمواد هشة مثل القطن . ولا بد من تغطية الأوعية لكى تمنع بقدر الإمكان تساقط التلوث الناشئ عن غبار الجو . ولكى ينمو الجذر جيداً ويمتص الأملاح المغذية فلا بد من عمل التهوية فى المحلول^(١)

مزارع البيئات الصلبة Solid Medium Cultures

بالرغم من سهولة التعامل مع البيئة الصلبة مثل الرمل وكسر (جرش) الكوارتز أو الحصى عن التعامل مع البيئة السائلة ، إلا أن مشكلات التنقية فى البيئات الصلبة تعتبر من الصعوبة بمكان فى البيئات الصلبة عنها فى البيئات السائلة (شكل ٥ - ٢) . إلا أنه اليوم يمكننا الحصول على درجة عالية من النقاوة من رمل السيليكا وكسر الكوارتز والتي لا تحتوى إلا على نسبة منخفضة جداً من العناصر النادرة . تلك البيئات الصلبة تمثل وسط طبيعى لنمو الجنود ، ولا تحتاج إلى دعومات كما هو الحال فى البيئات السائلة (أنظر شكل ٥ - ٢ ج على سبيل المثال) . يضاف المحلول المغذى للمزرعة الصلبة بثلاث طرق : إما الصب فوق السطح (مزرعة مائلة slop culture) ، أو بالتنقيط على السطح (مزرعة التنقيط - drip culture) ، أو برفع المحلول من قاع الإناء (أى رى تحت القاع subirrigation) . وفى تلك النظم الثلاثة ، فإن المحاليل المغذية التى تضاف تصرف

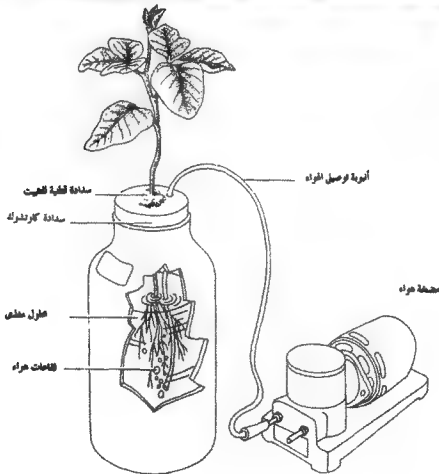
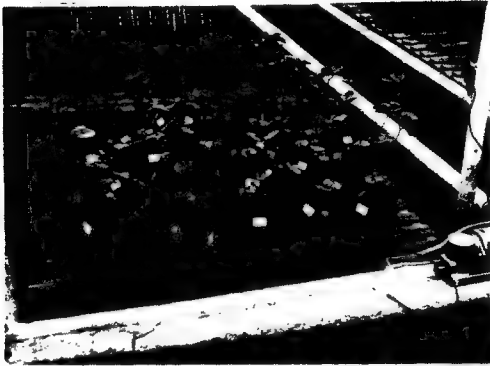
(١) يمكن إجراء ذلك بوضع فتحات من الهواء داخل المحاليل المغذية أثناء الدراسة أو ضخ أوكسجين من أنابيب محصورة .

جدول ٥ - ٢ : تركيب محلولين مغليين .

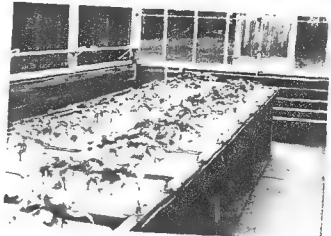
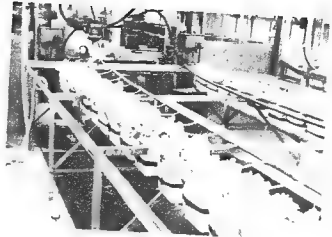
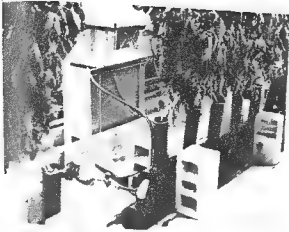
Source: Part (1) from D.I. Arnon and D.R. Hoagland. 1940 Soil Sci. 50:4. © 1940 The Williams Wilkins Co., Baltimore. Part (2) from E.J. Hewitt. 1963. In F.C. Steward, ed., Plant Physiology. Academic Press, New York.

مليغرام/لتر	نوع	كمية/لتر	نوع (١)
2.86	H_3BO_3	1.02	KNO_3
1.81	$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	0.492	$Ca(NO_3)_2$
0.08	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0.23	$NH_4H_2PO_4$
0.22	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0.49	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$
0.09	$H_2MoO_4 \cdot H_2O$		
0.6 ml/liter (3 × weekly)	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.5% Tartaric acid 0.4%		
مليغرام/لتر	جزء في المليون	كمية/لتر	نوع (٢)
5.0	K, 195; N, 70	0.505	KNO_3
5.0	Ca, 200; N, 140	0.820	$Ca(NO_3)_2$
1.33	P, 41	0.208	$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$
3.0	Mg, 24	0.369	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$
0.1	Fe, 5.6	0.0245	Ferric citrate
0.01	Mn, 0.550	0.002230	$MnSO_4$
0.001	Cu, 0.064	0.000240	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$
0.001	Zn, 0.065	0.000296	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$
0.033	B, 0.370	0.001860	H_3BO_3
0.0002	Mo, 0.019	0.000035	$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$
0.0001	Co, 0.006	0.000028	$CoSO_4 \cdot 7H_2O$
0.1	Cl, 3.550	0.005850	NaCl

خارجة خلال فتحة في قاع الوعاء.. وفي طريقة الري تحت التربة فإن المحلول يجمع في خزان ويستخدم مرات أخرى بتكرار . والمضخة المستخدمة في تلك الطريقة يمكن توصيلها بنظام توقيتى بحيث تعطى نظام ري دورى للرمل أو الكوارتز أو الحصى . وطريقة المزرعة المائية هي أسهل الطرق الثلاثة استخداماً إلا أنها أقل الطرق تحكماً . ومزرعة التقيط تجعل كمية المحلول المضاف مساوياً لكمية المحلول المنصرف . هذا النظام يسمح باستمرار الإمداد بالمحلول المغذى ويتحكم جزئياً في كميته التى تصل إلى الجذور . وطريقة الري تحت القاع تعمل أوتوماتيكياً وتتحكم جزئياً في كمية المحلول التى تصل إلى جنور النبات ، كما أن هذه الطريقة مرغوب فيها أكثر من أى طريقة أخرى ، إلا أنها أكثرها تكلفة وأصعبها في بداية التنفيذ .



شكل ٥ - ٩ : نباتات طماطم (Tomato *Lycopersicon esculentum*) نامية في أوعية مزرعة مائية . الرسم
يوضح طريقة التهوية . مهذاه من : E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.



شكل ٥ - ٧ : الطرق المستخدمة في إنتاج نباتات الصوب باستخدام مزارع التغذية (أ) طريقة الأنابيب ذات تيار المظلول المتناوب "melp Stream" : نباتات الطماطم تنمو خلالها رأسياً ، تمتد الجذور في قنوات أفقية حيث يمر عليها تيار متناوب من المظلول المغذي . (ب) نباتات الخس Lattuce إحصية في مزرعة مائية في أوعية كبيرة محمية على بيئة مغذية مع التهوية المناسبة .
(ج) الخسزة الأفريقي (الجوانوم) Geranium نامية في مزرعة حضا حيث تمتد المظلول المغذي على فترات دورية معالجة .

(د) نباتات الفاصوليا ممتدة في صفائح من رغوي الاستيرو styrofoam وتغسل الجذور في البيئة المغذية .^(١)

Photo (a) Courtesy of W. Troxell, Master's thesis, The Pennsylvania State University; Photos (b), (c), and (d) courtesy of E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

(١) صفائح رغوي الاستيرو - هي تلك الصفائح التي تستخدم في تثبيت الأجهزة الحافظة خاصة الإلكترونية في صناديقها خلال نقلها وذلك نظراً لأنها تتحمل الصدمات وخفة وزنها وسهولة تنقيتها ورغص ثنها .

تواجد العناصر Occurrence of Elements

بسبب الأهمية والسيادة النسبيتين لكل من عناصر الكربون ، والهيدروجين والأوكسجين والتروجين فلن نتناولها في هذا الفصل ولكن سوف نلقى عليها ضوءاً أكثر في فصول منفصلة تالية .

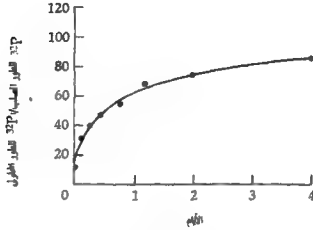
الفسفور Phosphorus

يوجد الفسفور في التربة بصفة عامة على صورتين هما الفسفور العضوى والفسفور غير العضوى . وربما يوجد الفسفور في الصورة العضوية في الأحماض النووية ، والفسفولبيدات، وفسفات الإنوزيتول ، تلك المركبات الشائعة في الجزء العضوى من التربة . وطبقاً للمعلومات المتاحة اليوم فإن النباتات لا تمتص الفسفور العضوى سواءً من الطور الصلب أو المحلول من التربة . لذلك فإن الفسفور العضوى يمثل الصورة غير المستعملة من العنصر بواسطة النبات . إلا أن المركبات العضوية تتحلل وينفرد منها الفسفور على صورة غير عضوية والتي يحصل عليها النبات .

وكما وجد ويكلندر (53) Wiklander أن معظم الفسفور في محلول التربة يوجد على الصورة غير العضوية أساساً على صورة أيونات الفسفات H_2PO_4^- ، HPO_4^{2-} ويعتمد وجود أى من هذه الأيونات على pH محلول التربة فيسود وجود أيون H_2PO_4^- عندما ينخفض الـ pH والعكس صحيح فيسود أيون HPO_4^{2-} عندما يرتفع الـ pH . تدمص (adsorbed) أيونات الفسفات بقوة على طور التربة الصلب ، مسبباً انخفاض تركيز الفسفات في محلول التربة . وباستخدام الفسفور النشط إشعاعياً تبين أن هناك تفاعل تبادل يحدث بين أيونات الفسفات الحرة الغير عضوية في محلول التربة وبين أيونات الفسفات المدمصة على الطور الصلب . (32, 36, 37) .

يبين شكل ٥ - ٣ الدراسة التي قام بها مك أوليف McAuliffe وزملاؤه (32) . حيث تركت عينة من التربة في الماء لمدة أربعة أيام لتسمح للفسفات الموجود في الطور الصلب والموجود في الطور السائل أن يصلا إلى حالة الاتزان ، ثم أضيفت إلى النظام كمية صغيرة من ^{32}P المشع على صورة محلول فسفات غير عضوية . وكما هو موضح في شكل ٥ - ٣ فإن معظم ^{32}P يدمص بسرعة إلى الطور الصلب ، والذي منه يمكن أن نستنتج أن التوازن قد حدث بين الفسفور الموجود في كل من الطور الصلب والطور السائل للتربة وهذا يدل على أن معظم الفسفور يدمص على الطور الصلب .

وأهم العوامل المتحكم في ميسورية الفسفور هي: pH محلول التربة ، والألمنيوم الذائب ، والحديد الذائب ، والكلسيوم الميسور ، والتبادل الأيوني ، ووجود الكائنات الدقيقة .



شكل ٥ - ٣ : نسبة ^{32}P للطور الصلب إلى ^{32}P للطور المحلولي تحت بالنسبة للوقت الذي أعقب إضافة كمية قليلة جداً من ^{32}P على صورة أرثوفسفات غير عضوية إلى معلق من تربة الكانبر Caribon soil .

Adapted from Soil Science Society of American Journal, volume 12, 1948, pages 119-123 by permission of the Soil Science Society of America.

درجة pH لمحلول التربة pH of soil solution

توجد ثلاث صور مختلفة لأيون الفسفات تمر بمدى pH محلول التربة . فتحت ظروف الحموضة العالية يسود الفسفات الأحادي التكافؤ (H_2PO_4^-) ويوجد الفسفات الثنائي التكافؤ (HPO_4^{2-}) تحت ظروف المدى المتوسط لـ pH أما الصورة ثلاثية التكافؤ (PO_4^{3-}) تظهر تحت الظروف القلوية . وقد يظهر صورتان من تلك الصور التكافئية الأيونية في المستويات الوسطية بين المتعادلة والحمضية أو القاعدية حسب مستوى pH لمحلول التربة ، وعلى ذلك يمكن أن نجد عند pH ٦ كلا من الأيونات الأحادية التكافؤ والثنائية التكافؤ في محلول التربة . وعلى الرغم من أن النبات يمتص الفسفور على الصورة الأيونية ، إلا أن الفسفات يدمص adsorbed بسرعة عالية جداً ، لذلك يُحدد من إمداد أيونات الفسفات للنبات .

الألومنيوم والحديد الذائبان : Dissolved Aluminum and Iron

نُحِت ظروف الحموضة الشديدة فإن الكميات الوفيرة من كل من الألومنيوم والحديد الذائبين ترسب الفسفات على صورتى حديد فسفات وألومنيوم فسفات ، وهما صورتان غير ميسورتين للنبات . فالملاحظات القوية للتفاعلات الترسيبية المصاحبة لكل من الألومنيوم والحديد قد وجدت (14,23) .

الكالسيوم المتيسر Available Calcium

ربما يتفاعل الكالسيوم مع الصور الثلاث لأيونات الفسفات لإعطاء أملاح : فسفات أحادى الكالسيوم $(Ca(H_2PO_4)_2)$ وفسفات ثنائى الكالسيوم (Ca_2HPO_4) وفسفات ثلاثى الكالسيوم $(Ca_3(PO_4)_2)$ وبسبب قابلية فسفات أحادية الكالسيوم للذوبان فى الماء لذلك فإن هذا الملح يمد النبات باحتياجاته من الفسفور . أما الفسفات ثنائية الكالسيوم فإنها شحيحة الذوبان فى الماء إلا أنها تنفرد لإطلاق الفسفور للنبات . إلا أن الفسفات ثلاثية الكالسيوم التى تتكون تحت ظروف التربة القلوية ترسب الفسفات غالباً إلى الصورة غير الذائبة وبالتالي تجعل الفسفور غير متيسر للنبات . يعمل المغنسيوم بنفس طريقة الكالسيوم ، حيث يكون أحادى وثنائى وثلاثى مغنسيوم فسفات .

وجود كميات زائدة من الكالسيت (كربونات الكالسيوم $(CaCO_3)$) ، فى التربة القلوية الجافة فى بعض الولايات الغربية^(١) (بالولايات المتحدة الأمريكية) تخلف مشكلات خطيرة فى التغذية الفسفورية . ويضاف الفسفور فى العادة للتربة الفقيرة فيه على صورة سوپر فسفات Superphosphate ، ويحتوى السوبر فسفات على الفسفات الميسرة مثل $Ca(H_2PO_4)_2$ والذى يتفاعل مع $CaCO_3$ لتكوين $Ca_3(PO_4)_2$ الغير ذائب . لذلك فإضافة الفسفور بهذه الطريقة للتربة القلوية المحتوية على $CaCO_3$ لا يجعل الفسفور متيسراً على الإطلاق للنبات .

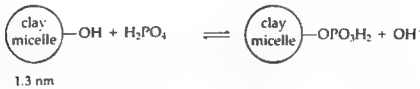
وأهمية الـ pH إلى ميسورية الفسفور قد شرحت من قبل . ففى التربة الحامضية يُحد من ميسورية الفسفات بوجود الألومنيوم والحديد ، أما فى التربة القاعدية فإن تلك

(١) تسمى هذه التربة بالتراب الكلسية أو الجيرية أو الطباشيرية Calcareous Soil أو Calcareous Soil وهي توجد فى أماكن كثيرة من العالم العربى على الأخص بالقرب من سواحل البحار - فهي منتشرة على سواحل البحر الأبيض فى كل من مصر وليبيا وتونس والجزائر والمغرب - وفى أماكن متفرقة فى الدول العربية الأسيية .

الميسورية تُعرقل بتكوين أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة . وعلى ضوء ذلك فإن الحصول على نتائج طيبة في التغذية الفسفورية فإن ظروف pH التربة بين ٦ إلى ٧ ضرورية .

التبادل الأنيوني : Anion exchange

يحدث التبادل الأنيوني بين ميسيليات معادن الطين في التربة وبين أيون الفسفات وهو تفاعل مماثل إلى حد ما مع ذلك الذى يصاحب أيديروكسيدات كلا من الحديد والألومنيوم . بفرض أن أنيون (H_2PO_4) يحل محل أنيون الأيديروكسيل على سطح ميسيلان الطين تحت الظروف الحامضية المعتدلة .



وإضافة أيون الأيديروكسيل للتربة كما يحدث في عملية إضافة الجير فإن التفاعل يتحول إلى اليسار مطلقاً أنيون الفسفات ورافعاً لدرجة الـ pH ، وبالتالي أيضاً مطلقاً الفسفات من معقدى الألومنيوم والحديد ، ومع ذلك فإن إضافة الجير الزائد الذى يسبب ارتفاع الـ pH لدرجة أعلى من ٧ يمكن أن يعيد ربط (مسك) الفسفات في صورة فسفات الكالسيوم الغير ذائبة .

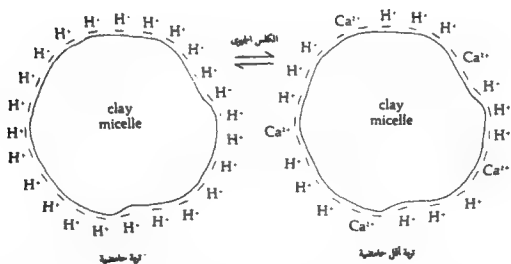
الكائنات الدقيقة : Microorganisms

في التربة ذات المحتوى العالى من المادة العضوية يوجد عادة أفراد كبيرة جداً من الكائنات الدقيقة . تثبت نسبة ملموسة من الفسفات الغير عضوى « تثبتاً حيوياً » "biologically fixed" تحت هذه الظروف . والفسفور المثبت مؤقتاً في التركيب العضوى في أجسام هذه الكائنات الحية الدقيقة يرجع طبيعياً إلى التربة في صورة مرتبطة . وبعد « المَعْدَنَة » ("mineralization") أو التحول إلى الصورة العنصرية الحرة فإنه يمكن أن يستغله النبات مرة أخرى .

الكالسيوم Calcium

الكالسيوم هو الكتيون التبادلي الرئيسي للتربة الخصبة (31) . إلا أن النسبة العظمى منه توجد في التربة في صورة غير تبادلية ومربوطة كيميائياً في المعادن الأولية مثل الأنورثيت $(\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8)$ anorthite وخلال عملية التعرية weathering يمكن لهذا الكالسيوم أن يتحول إلى الكالسيوم الميسر للنبات . يوجد الكالسيت (Calcite) - كربونات الكالسيوم (CaCO_3) في المناطق الجافة aride ونصف الجافة semiarid ، كما توجد أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة في الأراضي القلوية . بعض هذا الكالسيوم يكون ميسوراً للنبات ويتوقف ذلك على ذوبانية الملح ودرجة القلوية .

معظم الكالسيوم القابل للتبادل في التربة يدمص على أسطح ميسيليات الطين . تلك الميسيليات يعتقد بصفة عامة أنها أجسام قرصية الشكل disk-shaped لها سطح مغلف surface- enveloping layer سالب الشحنات . هذه « الرقيقة »^(١) "micelle" ككل يمكن أن يقال عنها أنها سالبة الشحنة . هذه الشحنات السالبة للرقيقة تجذب بقوة الكتيونات مثل H^+ ، Ca^{2+} وهذه الكتيونات تدمص بسرعة على سطح الرقيقة (أنظر شكل ٥ - ٤) .



شكل ٥ - ٤ : تأثير الكالس (التجميع Lining) على رقائق الطين في التربة الحامضية . التبادل الكتيوني يأخذ طريقه عن طريق ادمصاص بعض Ca^{2+} على سطح الرقيقة (الميسلية) .

(١) Disk أو disk.

(٢) المجموع رقائق micelles

والتفاعل المين في شكل ٥ - ٤ تفاعل عكسي - أى عندما يرتفع تركيز أيون الهيدروجين فإن أيونات الكلسيوم تنطلق وتحل محلها أيونات الهيدروجين . هذه الظاهرة تعرف بالتبادل الكتيوني .

الكتيونات الأخرى مثل Mg^{2+}, Na^{+}, K^{+} يمكن أن تدمص أيضا على سطح رقائق الطين . إلا أن الكلسيوم يبدو أنه أنشطهم في هذا الخصوص .

قد ناقشنا من قبل بعض الصفات غير المرغوب فيها للتربة الحامضية^(١) ، خاصة ما ذكرناه عن نشاط كل من مركبات الألومنيوم . والحديد الذائنين التي تربط أيونات الفسفات الحرة . ما الذى يجدر بنا عمله لعلاج الظروف غير المرغوبة للتربة الحامضية ؟

إحدى الأسباب، الرئيسية للظروف الحامضية هي الافتقار إلى الكتيونات القابلة للتبادل وسيادة أيونات الهيدروجين المتبادلة . وإضافة الكتيونات مثل الكلسيوم والمغنسيوم قد تزيل حالة الحموضة وفي نفس الوقت تمد التربة بالعناصر الأساسية لذلك فالطريقة المثلى المؤثرة والاقتصادية في ضبط درجة pH التربة هي إضافة الجير^(٢) للتربة . و « الجير » "Lime" كيميائياً هو « أكسيد الكلسيوم » "Calcium oxide" (CaO)، وفي نظر المزارع هو أى مركب يحتوى على الكلسيوم أو المغنسيوم القابل للتغلب على إزالة التأثير الضار للتربة الحامضية (35) .

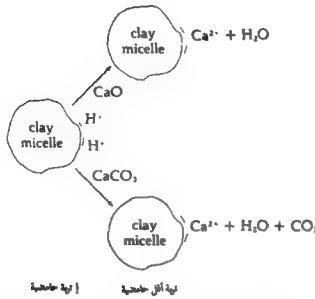
في التربة الحامضية لدينا رقائق « ميسيليات » الطين يسود فيها أيونات الهيدروجين المتبادل والمدمص على أسطحها . وبإضافة المركبات الكلسية مثل كربونات الكلسيوم $CaCO_3$ أو أكسيد الكلسيوم: (CaO) فإن كثيراً من أيونات الهيدروجين تحل محلها أيونات الكلسيوم . بالإضافة فأيونات الهيدروجين المنطلقة ترتبط لتكوين الماء . والنتيجة النهائية هو رفع درجة الـ pH وزيادة في إمداد أيونات الكلسيوم المتبادلة (أنظر شكل ٥ - ٥) .

وللتكليس (إضافة الجير liming) بعض الضرر كما له بعض النفع . فيحتمل أن تسبب زيادة الكلسيوم في التربة إلى رفع pH التربة عن ٧ . في التربة الرملية على سبيل

(١) هذا النوع من التربة « الحامضية » يوجد في المناطق الهادة المسدلة ذات المحصول المنخفض والعالي والتي تتغير إلى القليلات الأخرية واعتقد أنها نادرة الوجود في العالم العربي وهي غير موجودة على الإطلاق في مصر وهي غير صالحة للزراعة إلا بعد اصلاحها .

(٢) الجير أو الكلس .

المثال حيث تغيب المادة العضوية الحامية بالتنظيم protective buffering فإن الضرر قد يظهر من التكلس الزائد ، حيث يميل كل من الكالسيوم والفسفات لتكوين أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة تحت ظروف التربة القلوية ، وبالتالي يجعل كلاً من الكالسيوم والفسفات غير متيسرة للنبات . بالإضافة إلى ذلك عند رفع درجة pH التربة لأكثر من ٧ فإن كلاً من المنجنيز والحديد والزنك والنحاس بالتأكيد أقل يسرية للنبات (29, 30) ويسرية البورون ربما تقل أيضاً « بالتكليس الزائد »



شكل ٥ - ٥ : حدوث التبادل الكاتيوني بين الكالسيوم وأيونات الهيدروجين الناتج من إضافة المركبات الكلسية إلى التربة الحامضية

المغنسيوم Magnesium

يوجد المغنسيوم في التربة على صور ثلاث : ذائب في الماء ، ومتبادل ومثبت ، كما يوجد في المعادن الأولية (10) . وهو كتيون متبادل مثل الكالسيوم إلا أن المغنسيوم أقل سيادة في التربة عن الكالسيوم . كما أن نسبة أقل منه تدمص على سطح ميسليات الطين ومن ثم فهو أقل صلاحية للامتصاص بواسطة النبات عن طريق التبادل الكاتيوني . ويوجد الجزء الأكبر من مغنسيوم التربة في سلكات المغنسيوم ، تلك الصورة غير المتيسرة للنباتات حتى تسبب عوامل التعرية انطلاق المغنسيوم على الصورة الذائبة أو المتيسرة للنبات (7) . درس كل من لونجستاف وجراهام (27) Longstaff and Graham

ميسورية المغنسيوم المثبت من بعض المعادن ، و جدول ٥ - ٣ يوضح هذه البيانات .
المغنسيوم المثبت في المعادن مثل المهنستيت magnesite (كربونات المغنسيوم (MgCO_3)) ،
والأوليفين olivine $(\text{MgFe})_2\text{SiO}_4$ والدولوميت dolomite $(\text{MgCO}_3 \cdot \text{CaCO}_3)$ ميسر للنباتات
بكميات مرضية للنمو . في الحقيقة فإن الدولوميت ومنتجاته هو أكثر مصادر الأسمدة
المغنيسومية شيوعاً وإقتصاداً (17) .

تتركز مناطق نقص المغنسيوم^(١) في الولايات المتحدة في الأرض الرملية للساحل
الشرقي حيث يلزم إضافة المغنسيوم لأراضيها الزراعية دورياً في صورة دولوميت . التربة
التي تنشأ عن الحجر الرملي Sand- Stones ، والجرانيتات Granites والرمال الساحلية
Coastal Sands هي فقيرة نسبياً في المغنسيوم ، والأراضي المتكونة عن الصخور القاعدية
والصخور الجيرية الدولوموتية هي أراضي ذات سيادة في المغنسيوم (7) .

جدول ٥ - ٣ : امتصاص نباتات فول الصويا للمغنسيوم من بعض معادن التربة .

Source: From W.H. Longstaff and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. Soil Sci. 71:167 © 1951, The Williams & Wilkins Co., Baltimore.

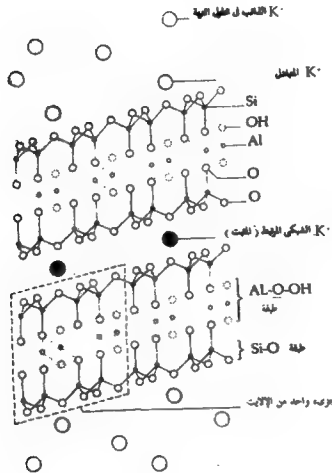
الحالة البات	امتصاص المغنسيوم (ملغرام /جرام)	Mg في أنسجة البات %	المعدن
Mg deficiency	16.0	0.16	الفلزية control
Mg deficiency	17.5	0.15	هولند hornblende
Mg deficiency	21.2	0.19	الطلد talc
normal	41.8	0.20	ماجنيست magnesite
normal	47.1	0.24	أوليفين olivine
normal	51.8	0.29	دولوميت dolomite

البوتاسيوم Potassium

يوجد البوتاسيوم في التربة في صورة غير متبادلة أى مثبتة وفي صورة متبادلة وفي
صورة ذائبة ، وبالرغم من وجود كميات كبيرة نسبياً من هذا العنصر في التربة ، إلا أن
معظمه غير قابل للتبادل وبالتالي غير متيسر للنبات . وعندما نتحدث عن عنصر غير

(١) قد توجد بعض المناطق الزراعية في العالم العربي فقيرة في المغنسيوم ، إلا أن هذه الحالة غير مدروسة على وجه
الدقة في العالم العربي وقد يحوز إضافة الأسمدة الورقية هذا النقص .

متيسر خاصة فيما يتعلق بالبوتاسيوم ، فنحن نعتى أن استخدامه على هذه الصورة بواسطة النبات غير ممكن . إلا أن صلاحية البوتاسيوم في المعدن الحاملة له مثل البيوتيت *biotite* والمسكوفيت *muscovite* والإيليت *illite* محكمة تحليل عوامل التعرية العادية . فبعض البحوث قد تضمنت أن النسبة العظمى من البوتاسيوم التي تزال من التربة بواسطة المحاصيل تأتي من المصادر غير المتبادلة . شكل ٥ - ٦ يوضح صور البوتاسيوم في التربة في وجود معدن الطين الإليت .



شكل ٥ - ٦ : البوتاسيوم الذائب ، والمتحلل والميت والشبكي الموقف على الإليت .

ناقش ويكلاندر (54) Wiklander طبيعة وميكانيكية تثبيت البوتاسيوم وانطلاقه على الصورة الميسرة . خلال عمليات التسيل *leaching* والتعرية يتفرد بعض أيونات البوتاسيوم المرتبطة . بعض الأماكن التي خلت بعد هجرة أيونات البوتاسيوم ربما تملأ

بأيونات الكالسيوم أو المغنسيوم أو الهيدروجينوم (H_2O) ، وبالتالي يؤدي إلى تمدد جزئى للمعدن ونقص فى إمداد التربة بالبوتاسيوم . عند إضافة أملاح البوتاسيوم للتربة تنطلق « الأيونات الألبية » "aline ions" من الارتباط وتستبدل بأيونات البوتاسيوم المضافة الجديدة . إلا أن أيونات البوتاسيوم المثبتة حديثاً غير ممتصة جيداً مثل أيونات البوتاسيوم الأصلية ، وبالتالي تكون أكثر يسرية للنبات .

تظهر حالة الاتزان بين الصورة الذائبة والمتبادلة والمثبتة من البوتاسيوم .



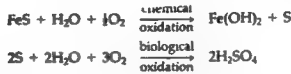
وكما هو الحال فى الاتزان دائماً عند تغير تركيز أى من المكونات سوف يؤدي إلى الثبات . على سبيل المثال ، نقص البوتاسيوم الذائب فى التربة بواسطة النبات وكائنات التربة الدقيقة سوف يسبب انطلاق البوتاسيوم المتبادل والتي بالتالى سوف تسبب الانطلاق البطيء للبوتاسيوم المثبت . هذه الحالة مرغوب فيها لأن البوتاسيوم المدمص والمثبت والذي لا يغسل من التربة يكون صالحاً وميسراً للنبات .

الكبريت Sulfur

يوجد الكبريت فى التربة أساساً فى الجزء العضوى (41) ، ولكنه ربما يوجد أيضاً فى المعادن مثل البيريت pyrite ، والكوبالتيت Cobaltite والجبس gypsum والإبسوميت epsomite وفى محلول التربة على هيئة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) . ويأخذ النبات الكبريت على صورة أيونات الكبريتات . وكما هو الحال فى أيون الفسفات فإن أيون الكبريتات ضعيف الاممصا ، حيث يزداد الاممصا بالنقص فى pH التربة . ويفضل الاممصا بوجود الأكاسيد المتأدرة (hydrated) للحديد والألومنيوم (54) . ويعتقد أن أيون الكبريتات بصفة عامة يحل محل أيونات الهيدروكسيل فى معادن الطين تلك العملية التي تعرف بالتبادل الأنيوني anion exchange . عملية مثل التكلس والتي تميل إلى زيادة pH التربة بواسطة إضافة أيونات الأيدروكسيل تسبب انطلاق أيونات الكبريتات من حبيبات التربة وإحلال أيونات الهيدروكسيل محلها .

يتيسر الكبريت العضوى للنبات خلال عملية الأكسدة الحيوية biological oxidation . خلال نشاط كائنات دقيقة معينة يتحول الكبريت من الصورة العضوية إلى أيونات كبريتات تلك الصورة التي تمتص بواسطة النباتات الراقية . لا تؤكسد كائنات التربة الدقيقة الكبريت العضوى فقط ولكنها تؤكسد معادن السلفيد مثل كبريتيد الحديدوز

(FeS) . وحيثما توجد التهوية الجيدة ، والرطوبة الكافية ، والحرارة المناسبة ، فإن FeS يمكن أن يتأكسد كيميائياً إلى الكبريت العنصري ، الذي يتأكسد بالتالي إلى الكبريتات بواسطة بكتريا الكبريت *Sulfur bacteria* . خطوطاً أكسدة كبريتيد الحديدوز في التربة قد بينت لأول مرة بواسطة ويكلندر Wiklander وهاجرين Hallgren وجونسون Jonsson (55) وربما يمكن كتابتها كما يأتي :



والأكسدة الحيوية في التربة لمعدن البيريت (Fe S_2 pyrite) قد بينت أيضاً أن حمض الكبريتيك هو الناتج النهائي (54) .

مصدر آخر لكبريت التربة هو ثاني أكسيد الكبريت من الجو حيث تصل هذه الصورة من الكبريت مع الأمطار والثلوج إلى التربة (56) . وبالقرب من مراكز الصناعة ربما يصل هذا المصدر إلى نسبة ملموسة^(١) . والامتصاص المباشر لثاني أكسيد الكبريت بواسطة التربة (وربما بواسطة النباتات) يمكن أيضاً اعتباره مصدراً لكبريت التربة (3) .

الحديد Iron

لا يوجد في العادة نقص في حديد التربة ، إلا أنها قد ينقصها الصور المتبادلة والذائبة للحديد . فكميات مرضية من الحديد توجد في المعادن ، وفي الأكاسيد المتأدّرة مثل الليمونيت $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ limonite وعلى الصورة الكبريتيدية sulfide (IO) . والحديد يكون في الغالب متيسراً للنبات على صورة الحديدوز ferrous form إلا أن كميات محسوسة من أيون الحديدك ferric ربما تمتص أيضاً .

وتتحكم درجة pH التربة في ميسورية الحديد للنبات بشدة . في التربة الحامضية ، تنوب كميات مرضية من الحديد في محلول التربة وهي ميسرة للنبات . إلا أن في التربة المتعادلة أو القاعدية فإن الحديد يكون غير ذائب . وفي الحقيقة فإن واحدة من خطورة زيادة التكلس هي الناتجة عن زيادة الـ pH والتي تسبب ظهور أعراض نقص الحديد على

(١) تعتبر مراكز الصناعة من أهم مصادر التلوث بأكاسيد الكبريت .

النباتات . إلا أنه بالرغم من ذلك ففي التربة الفقيرة في الحديد الذائب فإن هذا العنصر ربما يكون ميسوراً بواسطة الملامسة المباشرة لجذور النبات مع حبيبات التربة المحتوية على الحديد (13) .

المنجنيز Manganese

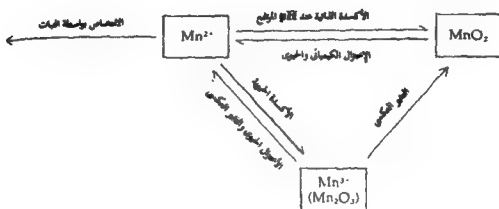
طبقاً لما أوضحه ليپر (24) Leeper فإن المنجنيز قد يوجد في التربة على الصورة : الثنائية التكافؤ (bivalent) أو الثلاثية التكافؤ (trivalent) و (أو) الرباعية التكافؤ tetravalent . ربما يوجد الأيون الثنائي التكافؤ ذائباً في محلول التربة أو كأيون متبادل مدمص على غرويات التربة ، وكل منهما متيسر للنبات .

والأيون المتبادل الثنائي التكافؤ مهم في التغذية بالمنجنيز لذلك فإن كمية قليلة جداً من منجنيز التربة يمكن أن توجد ذائبة في ماء التربة (54) . معظم منجنيز التربة يرتبط في المركبات غير الذائبة في الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ وينسب أقل في الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالي غير متبادل أو غير متيسر للنبات . كما أن المنجنيز المرتبط بالصورة العضوية غير متيسر . والنسبة العظمى للمركبات غير الذائبة هي أكاسيد رباعية التكافؤ وثلاثية التكافؤ للمنجنيز .

ولما كانت الصورة المختزلة للمنجنيز (الأيون الثنائي التكافؤ) هي الصورة الممتصة بواسطة النبات ، فإن التربة الفقيرة التهوية الحامضية لابد أن تحفز يسرية المنجنيز . تحت هذه الظروف ربما تختزل الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ إلى الصورة الثنائية التكافؤ . وبالعكس فإن التربة الجيدة القلوية تحفز أكسدة المنجنيز مما تجعله غير متيسر للنبات . أكاسيد المنجنيز مثل MnO_2 و Mn_2O_3 تتكون تحت هذه الظروف . وبالتأكيد هذه حالة أخرى من حالات تكليس التربة التي ترفع درجة pH والتي من المحتمل أن تسبب عدم يسرية عنصر أساسي .

تحول المنجنيز الثنائي التكافؤ إلى الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ يمكن أيضاً أن تحدث خلال الأكسدة الحيوية (24) . نشاط الكائنات الدقيقة في هذه الحالة تسود في التربة المتعادلة أو القليلة القلوية ، كما وجدها كاستيل (41) Quastel ، كما أنه وجد أيضاً أن صور المنجنيز ذات التكافؤ العالي ربما أيضاً تختزل إلى الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالي تجعله متيسراً للنبات . شكل ٥ - ٧ يوضح تحولات المنجنيز في التربة .

ربما تؤثر كمية الفسفات في التربة بطريقة غير مباشرة في ميسورية المنجنيز ، حيث أن إضافة فوسفات الكالسيوم الهيدروجينية إلى التربة توضح زيادة امتصاص المنجنيز (9) . وزيادة المنجنيز الذائب الذى ينشأ عن تكوين فوسفات المنجنيز ربما تكون السبب في زيادة الامتصاص هذه .



شكل ٥ - ٧ : تحولات المنجنيز في التربة تحت الظروف الجوية .

Data from P.J.G.Mann and J.H.Qanstel, 1964. Nature, 158: 154 .

النحاس Copper

توجد النسبة العظمى من النحاس للصخور الأولية على هيئة كلسوبيريت chalcopyrite (Cu Fe S₂) والتي من المحتمل أنها المصدر الطبيعي لرواسب الكبريتيد النحاسي في التربة (10) . كمية قليلة جدا من النحاس الذائب توجد في محلول التربة .

قدر ويكلاندر Wiklander (54) محتوى محلول التربة العادى من النحاس بـ ٠.١ جزء في المليون ، والكمية الحقيقية القابلة للذوبان لا تزيد عن ١ جزء في المليون للتربة . كتيونات النحاس الثنائية التكافؤ تُدمص بقوة كبيرة إلى غرويات التربة والمواد العضوية للتربة (19) تلك الصورة ذات النسبية في التبادل . إدمصاص النحاس كأيون معقد أحادى التكافؤ Cu OH⁺ , Cu Cl⁺ قد وضحت في المادة العضوية للتربة (28) وفي معادن الطين (34) .

ويكون نحاس التربة أيضاً معقداً ثابتاً مع المادة العضوية للتربة وفي هذه الصورة غير قابل للتبادل . بالإضافة ، ربما يوجد النحاس على الصورة غير المتبادلة كمكون للفضلات العضوية أو كمكون للمعادن الأولية والثانوية (54) . وعدم ميسورية النحاس المرتبط بالمادة العضوية قد لاقت تأييداً من ستينبرج Steenbjerg (45) ، الذى أشار إلى أنها قد تكون سبباً لنقص النحاس فى الأراضى العضوية .

إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية للتربة يظهر أنها تسبب نقصاً فى امتصاص النحاس بواسطة النارنج^(١) Sour-orange (9) ، وتكوين فسفات النحاس غير الذائبة ربما يكون السبب فى هذه الظاهرة .

الزنك Zinc

طبقاً لما وجدته بولد Bould (10) فإن الزنك يوجد فى معادن الحديدومغنسيوم ferromagnesium والماجنيتيت magnetite والبيوتيت biotite والهورنبلند hornblende . وتعزى هذه المعادن يطلق الزنك فى صورة ثنائية التكافؤ، تلك الصورة التى تدمص على التربة وعلى المادة العضوية وتمثل الصورة المتبادلة . بالرغم من أن المعلومات قليلة عن تركيز الزنك فى محلول التربة ، إلا أنه يعتقد أنه قليل جداً .

وكما هو الحال فى العناصر الأساسية فإن واحداً من العوامل المتحكممة فى ميسورية الزنك هو pH التربة . تتناقض ميسورية الزنك كلما زاد الـ pH ، وبالتالي النباتات التى تنمو فى التربة القاعدية من المحتمل جداً أن تظهر أعراض نقص الزنك .

أوضح كامب Camp (12) أن نقص الزنك ربما يحدث فى الموالح Citrus النامية فى التربة ذات الـ pH الأعلى من ٦ . وزيادة ميسورية الزنك بنقص درجة الـ pH يعتقد أنها ترجع إلى تأثير الأحماض على ذوبانية كل من ZnS and $ZnCO_3$ وعلى معدل تعرية المعادن الحاملة للزنك (54) .

وكما هو الحال فى النحاس فإن إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة يسبب نقص امتصاص الزنك بواسطة النبات (43، 9) . وسبب واحد لهذا النقص هو تكوين فسفات الزنك الغير ذائبة فى التربة .

(١) يتبع العائلة السلية Rutaceae جس الموالح Citrus ويسمى علمياً (Citrus aurantium) وقد يعرف بالجزيري أو بالـ Seville Orange .

البورون Boron

يظهر البورون في صور متبادلة ، وذائبة ، وغير متبادلة في التربة - وذلك يعني كحامض بوريك H_3BO_3 boric acid وبورات الكالسيوم أو بورات المنجنيز وأيضاً كمكون للسليكات (10,54) . وهو مثل الزنك من حيث القلة الشديدة في محتوى محلول التربة منه . ويدل تحليل مختلف أنواع التربة أن كميات البورون في التربة العضوية ربما يكون مرتفعاً عن ذلك في التربة الحامضية للمنطقة الرطبة والتي من المحتمل أن يحدث فيها نقص البورون دائماً .

وكما هو الحال في المنجنيز والزنك فإن رفع درجة pH التربة يسبب نقصاً في ميسورية البورون للنبات والسبب المحتمل لذلك هو تكوين مركبات البورون غير الذائبة إلا أن هذا الرأي قد اعترض عليه دراك وسيلنج وسكارسز Drake, Sieling and Scarseth (16) والذين قد أوضحوا أن على المدى الواسع من الـ pH فإن درجة ذوبانية البورون لم تتأثر وربما ترجع تلك المتناقضات إلى ملاحظة أن إضافة الكلس إلى التربة ربما يسبب عدم ميسورية البورون . ففي عملية التكلس يرتفع pH التربة وهي الحالة التي تظهر عادة لتؤيد الاقتراح أن رفع pH التربة يقلل ميسورية البورون بها . إلا أن تكليس التربة يزيد أيضاً محتواها من الكالسيوم ، لذلك فقد وجد ريف وشيف Reeve and Shive (42) أن زيادة الكالسيوم في المزرعة الرملية ينقص امتصاص البورون في نبات الطماطم . وبما أن التكلس هو الطريقة العادية لرفع pH التربة ، لذلك فإن تفسير ظاهرة ملاحظة أن زيادة الـ pH تقلل ميسورية البورون لا تقع تحت تأثير الـ pH ولكن تقع تحت تأثير الكالسيوم .

إضافة فسفات الكالسيوم الهيدروجينية إلى التربة تقلل من امتصاص البورون كما هو الحال في نقص امتصاص الزنك والنحاس . وهذه الظروف إما أن تكون نتيجة إضافة الكالسيوم أو إضافة الفسفات وكما هو الحال في كل من النحاس والزنك فإن هذه الحالة ما زالت غامضة وغير واضحة للآن .

المولبدنيوم Molybdenum

طبقاً لما وجدته ويكلندر Wiklander (54) يوجد المولبدنيوم في التربة على صور ثلاث : ذائباً في محلول التربة كأيونات موليبدات (HMoO_4^- أو MoO_4^{2-}) ومدمص على جزيئات التربة على صورة متبادلة وعلى صورة غير متبادلة كمكون لمعادن التربة

والمادة العضوية . كمية المولبدنيوم الذائبة في محلول التربة يعتقد أنها ضئيلة جداً . وفي تحليل تربة كاليفورنيا وجد بارشاد Barshad (6) أن محتوى المولبدنيوم الذائب في الماء يتراوح بين ٣, إلى ٣,٩ جزء في المليون منسوباً للتربة الجافة . وحتى هذه الكمية الضئيلة جداً تعتبر عالية للغاية . وبعكس العناصر الصغرى الأخرى فالمولبدنيوم يصبح أكثر ميسورية بزيادة pH التربة (42) .

جزء من محتوى التربة من المولبدنيوم يظهر في صور الأكاسيد الثلاث : أكسيد المولبدنيوم (MoO_3) ثنائي أكسيد المولبدنيوم (MoO_2) ومخاسي أكسيد المولبدنيوم Mo_2O_5 ، كما قدرت بواسطة أمين وجوهام Amin and Joham (4) . والمولبدنيوم في هذه الصور غير متيسر للنبات وهذه حقيقة خاصة بالأوكسيدات الأكثر اختزالاً (MoO_2) (Mo_2O_5) ولكن الأكسيد الثلاثي يمكن أن يكون متيسراً بالتفاعل مع كتيونات التربة . وهنا نجد أن الأكسدة تجعل العنصر أكثر يسراً للنبات . وهذا الوضع يتناقض مع حالة المنجنيز حيث أن الاختزال يجعله أكثر يسراً للنبات .

إدمصاص أيونات المولبدنيوم إلى معادن الطين والأكاسيد المتصفة تشبه حالة أيونات الكبريتات والفسفات (54) . وبالتالي فإن أيونات المولبدنيوم سوف تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل OH^- على هذه المواد .

العناصر الأخرى Other Elements

أجريت دراسات عديدة بدأها أوسترهوت Osterhout (38, 39) الذي أوضح أن الصوديوم ربما يكون أساسياً لثوم بعض الطحالب البحرية . ولقد وضع جليا أن الصوديوم ضروري لثوم وإثمائية العديد من الطحالب الخضراء المزرقة blue-green algae (2) والنباتات الراقية . ويمكن للصوديوم أن يحل محل البوتاسيوم جزئياً في كل النباتات الراقية والدنيئة .

وربما تحتاج بعض النباتات للسيليكون . على سبيل المثال أوضح سومر Sommer (44) أن نمو الأرز Rice والدخن (Millit) يتحسن بإضافة السيليكون إلى بيئة المزرعة . وقد أوضح لبان Lipman (26) أن السيليكون يحسن نمو نباتات الشعير وعباد الشمس . والعديد من صفوف الطحالب تحتوي على تراكيب سيليكونية ، وفي هذه الحالة فإن السيليكون يعتبر أساسياً لتلك النباتات . ويعتقد أيضاً أنه أساسى لنباتات ذيل الحصان

. Equisetum

وهناك دراسات مبكرة عديدة وجد فيها أن الألومنيوم يحسن نمو نباتات عديدة كما أشار إستيلز Stiles (50). إلا أن الألومنيوم معروف بسميته أكثر منه نفعاً عندما يقدم بكميات كبيرة وهكذا قرر كل من مك لين McLean وجلبيرت Gilbert (33) أن الحس والبنجر والشعير حساسة جميعها لسمية الألومنيوم .

وفي دراسات أخرى مبكرة تبين أن الكلورين هو عنصر ضروري لبعض النباتات فقد أوضح ليمان Lipman (26) أن الكلورين قد يحسن نمو الحنطة السوداء buck-wheat والبسلة garden peas . وحديثاً جداً أوضح بروير Broyer وزملاؤه (11) ضرورة الكلورين للنمو الطبيعي لنباتات الطماطم . وقد اقترحوا أن البرومين bromine ربما يحل محل الكلورين في ذلك . هذا الاقتراح قد أيد مؤخراً بواسطة الريش Ulrich وأوهكى Ohki (53) الذي أوضح أن الكلورين والبرومين أساسيان لنمو بنجر السكر . ربما بسبب أن الكلورين لازم في أكسدة H_2O إلى التمثيل الضوئي .

ومن المشكوك فيه أن أى نبات يحتاج إلى الجاليوم gallium إلا أن إستينرج (46, 47) Steinberg قد أوضح احتياج فطر العفن الأسود (Aspergillus niger) لهذا العنصر وفي النباتات الراقية مثل عدس الماء (Lemna minor) (Duckweed) إلا أنه في الدراسات الأخيرة (48, 49) قد أوضح نجاحاً محدوداً يثبت حاجة تلك الكائنات للجاليوم .

وبالرغم من أن الكوبلت Cobalt مكون لفيتامين ب_{١٢} وتحتاجه بعض الحيوانات ، إلا أن القليل من الطحالب الخضراء المزرق قد أوضحت احتياجاتها له من بين النباتات (22) . أوضح إستيلز Stiles (50) حالات عديدة من تسمم النباتات من الكوبلت .

أسئلة

- ١ - ٥ ما هي المزرعة المائية ؟ وكيف أنها مفيدة في دراسات التغذية المعدنية ؟ وماهى بعض المشكلات التي لا بد من أخذها في الحسبان بواسطة العلماء في هذا العمل ؟
- ٢ - ٥ أذكر بعض التطبيقات التجارية للعديد من المحاصيل التي يمكن أن تنمو في المزرعة المائية وما الذى يجب عمله في المستقبل .
- ٣ - ٥ بالإضافة للتغذية المعدنية ، إشرح الإستخدامات التجريبية الأخرى للمزرعة المائية على سبيل المثال ، هل من الممكن أن تدخل كيماويات أخرى بخلاف عناصر الأملاح إلى النبات خلال المزارع المائية ؟
- ٤ - ٥ لماذا تسمى كل من عناصر : Mn, Zn, B, Cu and Mo عناصر نادرة ؟
- ٥ - ٥ إشرح الإصطلاحات التالية : « المزرعة المائية » "Slope culture" ، ومزارع التقيط drip culture والمزرعة الرملية Sand culture .
- ٦ - ٥ أذكر المصادر في التربة التي تستمد منها النباتات العناصر التالية : الفسفور ، الكالسيوم ، المغنسيوم ، البوتاسيوم ، الكبريت ، الحديد ، المنجنيز ، النحاس ، الزنك ، البورون ، المولبدنوم .
- ٧ - ٥ توجد عناصر أخرى بخلاف الخمسة عشر عنصراً الأساسية ربما تكون أساسية لنبات وإثباته النبات . ما هي بعض هذه العناصر وما هو دورها الفسيولوجي المحتمل ؟
- ٨ - ٥ كيف يمكنك تحديد أن العنصر أساسى لنبات وإثباته ؟
- ٩ - ٥ العكس الزائد في العادة يسبب نقص عناصر معينة في النبات . ما هي تلك العناصر ولماذا يسبب العكس هذا النقص ؟
- ١٠ - ٥ لماذا تتغير درجة pH التربة هامة لسمية العناصر وامتصاصها لعناصر معينة بواسطة النبات ؟

قراءات مقترحة

- Amon, I. 1974. *Mineral Nutrition of Maize*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. New York: Wiley.
- Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition*. London: English University Press.
- Mengel, K., and E.A. Krikby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J.F., and D. Baker. 1974. *Plant and Mineral Salts*. London: Edward Arnold.



إمتصاص وانتقال الأملاح المعدنية

Mineral Salt Absorption and Translocation



نباتات طماطم وللفل نامية في تربة مكونة من قشوط ألبيث^(١) الطبيعي وخليط من العناصر الأساسية.
Fision Horticulture Division, Bramford, Ipswich, Suffolk, England : مهداه من

(١) ألبيث peat - هو خليط من بقايا الخشب من النباتات وهو يستخدم بكثرة لتربية نباتات الصوب وأكثرها استعمالاً هو ألبيث موسم peat moss أي مخلفات الحزازيات القائمة والمبطحة .



لقد ناقشنا في الفصل الخامس وجود وصلاحيّة وميسورية العناصر الضرورية في التربة . والخطوة التالية سوف نتناول فيها تحديد كيفية إختراق هذه العناصر نسيج الجنر وكيفية انتقالها خلال النبات .

لقد افترض الباحثون الأوائل أن الأملاح الغير عضوية تحمل إلى داخل النبات سلبياً مع امتصاص الماء ، وأن إنتقال هذه الأملاح المتصلة إلى أجزاء النبات المختلفة يعتمد على تيار النتج في النبات . إلا أن هذه الافتراضات لا تفسر الفروق والخلافات الواضحة في تركيب الملح في أنسجة النبات ووسط نمو النبات . ويُعتقد أن المواد النشطة أزموزياً تنتشر على طول منحدر تدرج التركيز من التربة إلى النبات . والتركيز الأزموزي داخل الخلية يظل باستمرار منخفضاً من خلال استعمال واستهلاك المواد المتصلة في عمليات التمثيل الغذائي (الأيض metabolism) . والنظرية الأزموزية كافية لتفسير الامتصاص ولكنها لا تأخذ في الاعتبار الانتقال السريع للأملاح بمجرد امتصاصها . مرة أخرى فإن تيار النتج يشترك هذه المرة فقط في المساعدة على انتشار الأملاح لا امتصاصها . وهكذا كانت المحاولات المبكرة لتفسير امتصاص الملح وانتقاله تبنى على الميكانيكيات الفيزيكية وقد أهملت بالكامل أهمية الطاقة الأيضية .

إلا أنه في هذه الأثناء جاء الفسيولوجي البارع فيفر Pfeffer (47) الذي جاء بتقرير ناقض بشدة كل النظريات السابقة عن امتصاص الأملاح وألقى الظل على تيار النظريات الشائعة في ذاك الوقت . فلقد أعلن فيفر أن « طبيعة البلازما من المحتمل أنها تمكن المادة من الاتحاد كيميائياً مع العناصر البلازمية ، ثم تنتقل داخلياً حيث تنفرد حرة مرة أخرى » . هذا الرأي يتفق جيداً مع نظرية الحوامل في امتصاص الأملاح والتي تنال القبول العام الآن .

وكما هو الحال عندما يحاول أحد الاعتراض على ما هو راسخ في الأذهان وشائع الاعتقاد فقد لاقت تلك النظرية التي أستهجنها علماء ذلك الوقت كل الخنر وأثارت الاعتراضات ولم تؤخذ بجديّة كافية ، حيث برزت واستمرت التفسيرات « والموديلات » لشرح وتفسير امتصاص الملح على ضوء الميكانيكيات الفيزيكية . وفي خلال الثلاثينات من هذا القرن فقد أوضحت الأبحاث أخيراً أن امتصاص الملح يعتمد في معظمه على الطاقة الأيضية - أى أن امتصاص الملح دائماً ذا سيادة نشطة . إلا أن الامتصاص السلبي ما زال مقبولاً لدينا لأهميته لتراكم الأيونات لذلك فإننا سنناقشه بالتفصيل عند التحدث عن الامتصاص النشط . »

الإمتصاص السلبي *Passive Absorption*

الفراغات الخارجية والظاهرية الحرة *Outer and Apparent Free Spaces*

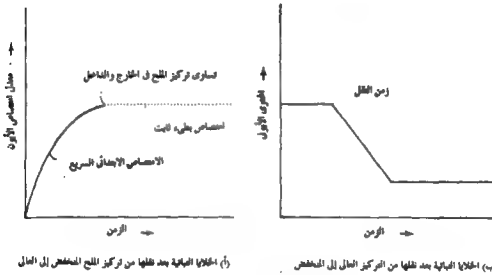
يحدث امتصاص الملح من خلال ملاسة المجموع الجذري لغرويات التربة أو محلول التربة. ما هي الميكانيكيات التي تعمل على مرور الأملح الغير عضوية الذائبة من محلول التربة إلى النبات ؟ . بين العديد من الباحثين أن هناك امتصاص سالب للأيونات أو امتصاص غير أيضي . فلقد وجدوا أنه عندما تنقل خلية أو نسيج نباتي من وسط ذو ملح منخفض التركيز إلى وسط متوسط أو على التركيز النسبي للملح يكون هناك إمتصاص يبدأ سريعاً للأيونات يتبعه ببطء في هذا الامتصاص الذي يكون تحت التحكم الأيضي (أنظر شكل ٦ - ١) ، ولا تتأثر الفترة الابتدائية السريعة في الامتصاص بدرجة الحرارة أو المثبطات الأيضية - أى أن الطاقة الأيضية لا تشترك في هذا الامتصاص . ولو أعيد النسيج السابق إلى وسط ذي تركيز ملح منخفض فإن بعض الأيونات التي أخذت سوف تنتشر خارجة إلى الوسط الخارجي . وبمعنى آخر فإن جزءاً من الخلية أو النسيج المغموس في محلول الملح يكون مفتوحاً للإنتشار الحر *free diffusion* للأيونات . ولأن الإنتشار الحر يعنى أن الأيونات تتحرك بحرية إلى داخل أو إلى خارج النسيج ، وجزء النسيج المفتوح للإنتشار الحر سوف يصل إلى حالة الاتزان مع الوسط الخارجي وتركيز الأيونات في هذا الجزء يكون مساوياً لذلك الموجود في الوسط الخارجي . والجزء من الخلية النباتية أو النسيج الذي يسمح بالانتشار الحر يطلق عليه الفراغ الخارجي *outer space* .

ومعرفة مبدأ الفراغ الخارجي ، بدأ العلماء إدراجهم في حساب حجم هذا الفراغ للخلية النباتية أو للنسيج ، فقد غمسوا النسيج في محلول معروف التركيز ، وسمح له بالوصول إلى الاتزان ثم قدرت كمية الملح التي أخذت .

ولقد وجد هوب Hope واستيفنس Stevens (28) أنه عندما تغمس أطراف جنود الفاصوليا في محلول "KCl" فإنها تصل إلى حالة الاتزان بعد ٢٠ دقيقة . وهذا الانتشار العكسي لكلوريد البوتاسيوم يحدث في غياب الطاقة الأيضية ، وحجم النسيج المستخدم اعتبر ليشمل جزءاً من السيتوبلازم . وفي عمل تالى لهوب Hope (27) أوضح أن حجم النسيج المقاس الذي يسمح بالانتشار الحر يزداد عندما يزداد تركيز كلوريد البوتاسيوم في المحلول الخارجي ، وبالتالي يبطئ الانتقال المنشط ، لذلك فنحن نفترض فقط أن التراكم السلبي للأيونات ضد منحدر تدرج التركيز لا بد أن يحدث . وقد أطلق اصطلاح

الفراغات الظاهرية الحرة apparent free spaces يعبر عن الحجم الملائم والمتطابق لنفاذية وانتشار الأيونات الحرة .

كيف تتراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز (جهد كيميائي) بدون اشتراك الطاقة الأيضية ؟ هنا صيغ عديدة للامتصاص السلبي تعرف بالتبادل الأيوني ion exchange ، وتأثير واتزان دونان Donnan effect and equilibrium ، والتدفق الكتلي للأيونات mass flow of ions ، وهي المسئولة عن تحرك الأيونات ضد منحدر تدرج الجهد الكيميائي .



شكل ٩ - ١ : (أ) امتصاص الأيون بواسطة الخلايا في محلول ملح مرتفع نسبياً . الامتصاص الابتدائي السريع لا يتأثر بالمخبطات الأيضية . (ب) النتائج التي تعقب إعادة الخلايا إلى محلول منخفض . جزء فقط من الخلايا يفلح للإنتشار الحر .

التبادل الأيوني Ion Exchange

الأيونات المدمصة على أسطح الجدر الخلوية أو أغشية الأنسجة ربما تتبادل مع أيونات المحلول الخارجى المغموس فيه النسيج . وقد سبق لنا أن شرحنا ميكانيكيات تبادل أيوني مشابه بين محلول التربة وغرويات التربة في الفصل السابق . دعنا نفترض على سبيل المثال أن كتيون K^+ المحلول الخارجى يتبادل مع أيون الهيدروجين H^+ المدمص على أسطح الغشاء ، عندئذ يمكن للأيونات أن تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل الحرة بنفس

الطريقة ، وبالتالي فإن ميكانيكيات التبادل الأيوني سوف تسمح بالإمتصاص الكبير للأيونات من الوسط الخارجى والذي يعبر عنه بالانتشار الحر free diffusion

تأثير واتزان دونان Donnan Effect and Equilibrium

نظرية تأثير واتزان دونان تتناول تأثير الأيونات المثبتة أو غير المنتشرة . دعنا نضرب مثلاً في ذلك ، ألا وهو الغشاء المنفذ لبعض الأيونات دون الأخرى والذي يفصل بين المحلّة والوسط الخارجى . ودعنا نفترض أنه على الجانب الداخلى لهذا الغشاء يوجد تركيز من الأيونات من تلك التى لا تنفذ من خلال الغشاء (البروتينات المحملة بشحنات كهربية سالبة تعتبر مثلاً للأيونات المثبتة) . والآن ، لو أن الغشاء السابق يسمح بحرية مرور الكتيونات والأنيونات خلاله من المحلول الخارجى ، فإن أعداداً متساوية من الكتيونات والأنيونات من المحلول الخارجى سوف تنفذ عبر الغشاء حتى يحدث الاتزان . هذا الاتزان عادة لا بد أن يتزن كهربائياً أيضاً ، إلا أنه يحتاج ويتطلب كتيونات إضافية لتوازن الشحنات السالبة للأيونات المثبتة على الجانب الداخلى للغشاء (أنظر شكل ٦ - ٢) ، وبالتالي فإن تركيز الكتيونات سوف يصبح أكبر في المحلول الداخلى عن ذلك الذى يوجد في المحلول الخارجى . وأيضاً وبسبب الزيادة في الشحنة السالبة والتى ترجع إلى الأنيونات السالبة ، فإن تركيز الأنيونات في المحلول الداخلى سوف تصبح أقل عن ذلك التركيز لهذه الأيونات في المحلول الخارجى .

وعندما يتساوى حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات في المحلول الداخلى مع حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات في المحلول الخارجى فيمكن الوصول إلى اتزان دونان طبقاً للمعادلة التالية :

$$[C_1^+][A_1^-] = [C_0^+][A_0^-]$$

حيث :

C_1^+ = الكتيونات في الداخلى

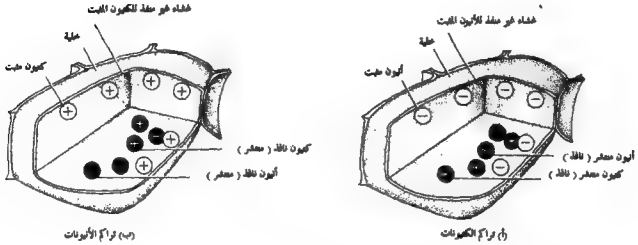
A_1^- = الأنيونات في الداخلى

C_0^+ = الكتيونات في الخارج

A_0^- = الأنيونات في الخارج

وهكذا فإن تراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يمكن حدوثه دون الحاجة إلى الطاقة الأيضية حتى يصل اتزان دونان . ولا بد أن نتذكر مع ذلك أنه على الرغم من أن هذه الميكانيكية يحتمل ألا تحدث في النسيج النباتى كما وصف هنا ، إلا أنها تستخدم

كأحد التفسيرات المقترحة لشرح تراكم الأيونات السلبية ضد منحدر تدرج التركيز كاستجابة لمنحدر الجهد الكهربائي الكيميائي $electrochemical\ potential\ gradients$.



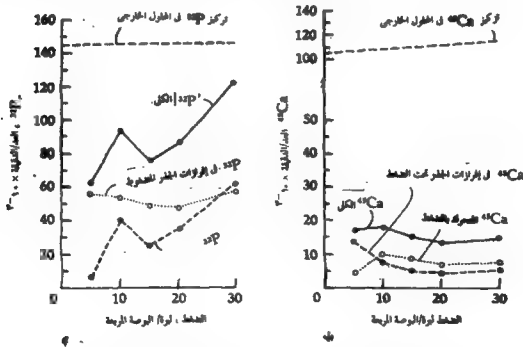
التدفق الكتلي للأيونات Mass Flow of Ions

يعتقد بعض الباحثين أن الأيونات يمكن أن تتحرك خلال الجنور على طول حركة تدفق الماء (30, 31, 35, 36). وطبقاً لهذه النظرية فإن زيادة تيار النتج لا بد أن يسبب زيادة في امتصاص الأيونات ، وحدث ذلك يعتبر مقبولاً بصفة عامة (53) ، إلا أن تأثير النتج هل هو مباشر أو غير مباشر ما زال غير واضح . يرى بعض الباحثين أن النتج يؤثر تأثيراً غير مباشراً على امتصاص الأيونات عن طريق إزالة الأيونات بعد انطلاقها إلى أعمدة الخشب مسببة بذلك التخفيف زيادة في نشاط امتصاص الأيونات (9, 10, 26) . ويعارض ذلك تلك الاقتراح الذي ينادى بأن الأيونات تتحرك مع التدفق الكتلي مع الماء من محلول التربة خلال الجنور وبالتالي إلى المجموع الخضرى . إحدى أو كلتا هاتين الميكانيكيتين قد تكون جزءاً من الصورة العامة لامتصاص الأملاح بواسطة النباتات ، ومن الصعب إثبات أو عدم إثبات أيها من النظريتين .

في بحث أجراه لوبوخسينسكى (39) Lopushinsky على نباتات الطماطم المقطوعة القمة قد أيد بطريق غير مباشر الرأى الذى ينادى بأن زيادة النتج تحدث زيادة في امتصاص الملح . بإضافة درجات مختلفة من الضغط الهيدروستاتيكي إلى المجموع الجنرى للطماطم

المقطوع قممها في غرف ضغط مغلقة ومحتوية على محاليل مغذية من الفسفور النشط إشعاعياً (^{32}P) والكلسيوم المشع (^{45}Ca) ، وقد تمكن من تقدير أن الزيادة في الضغط الهيدروستاتيكي تسبب زيادة في كمية الفسفات والكلسيوم المتحركة إلى داخل خشب الجذر ، ولقد قدر ذلك بواسطة تحليل سائل الجذر المتصاعد للفسفور والكلسيوم المشعين تحت الضغط الجذري العادي وأيضاً تحت تأثير ظروف زيادة الضغط الهيدروستاتيكي (أنظر شكل ٦ - ٣) . وبالرغم من أنه في التجربة السابقة يدفع الماء إلى أعمدة الخشب إلا أن النظام يشابه إلى حد ما ذلك الذي يسحب منه الماء خلال أعمدة الخشب كما في النتح . وفي كلتا الحالتين فإن زيادة تدفق الماء سواء المتسبب عن زيادة الضغط الهيدروستاتيكي أو من سحب النتح فإن النتيجة هي زيادة في امتصاص الأيونات الكلية .

من هذه المناقشة قد تعلمنا أنه على الأقل جزء من الملح الكلي يُمتص بواسطة النبات ربما عن طريق الامتصاص السلبي بالإنتشار الحر للأيونات من خلال الفراغات الظاهرية



شكل ٣ - ٦ : تأثير الضغط على معدل : (أ) تحرك (^{32}P) ، (ب) تحرك (^{45}Ca) إلى خشب لجذور الطماطم . ^{32}P أو ^{45}Ca في الإفرازات الجذرية الناشئة عن الضغط توجد كميات من الأيونات الشطلة إشعاعياً تتحرك إلى خشب الجذر في غياب استخدام الضغط . ^{32}P أو ^{45}Ca المتحركة بالضغط توجد نوعاً من ^{32}P الكلي أو ^{45}Ca الكلي مصاحبة بتحرك الماء تحت الضغط المستخدم .

الحرارة للأنسجة ، وتراكم الأيونات عند منحدر تدرج التركيز يكون محتملاً تحت الظروف السابقة والذي يرجع إلى : ميكانيكيات التبادل الأيوني أو تحت تأثير وتوازن دونان . والتدفق الكتلي للأيونات خلال أنسجة الجذر يكون أيضاً محتملاً بمساعدة الشد النتحى . وجميع هذه الميكانيكيات تحدث في غياب الطاقة الأيضية .

النقل النشط Active Transport

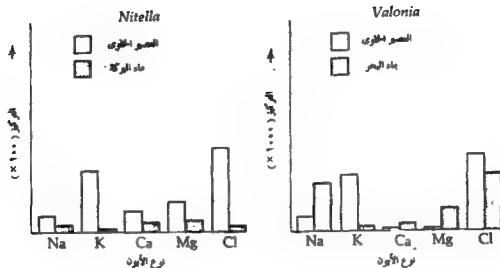
لقد أوضح التحليل المباشر للعصارة الفجوية للنباتات المغموسة في محلول معروف تركيز الملح فيه صعود كل من الأنيونات والكاتيونات في النبات صعوداً غير متكافئاً ضد منحدر تدرج التركيز . وفوق ذلك فإن امتداد هذا التراكم هو ذلك الذى يعرف بالميكانيكيات الكهروكيميائية ، وأن التبادل الأيوني وتأثير واتزان دونان لا يكفيان لتفسير هذا التراكم الذى يحدث . والتحليل الكيميائى لتراكم الأيونات في عصير نبتات طحلب نيتيلا^(١) (*Nitella clavata*) وطحلب فالونيا^(٢) (*Valonia macrophysa*) التى قام بها هوجلاند Hoagland (24) قد أعطت صورة ممتازة لكل من التراكم والصفات الاختيارية لميكانيكيات امتصاص الملح في النبات (أنظر شكل ٦ - ٤) .

وبما أن تراكم الأيونات يُثبط عندما يُثبط النشاط الأيضى في النبات (بانخفاض الحرارة أو نقص الأوكسجين أو باستخدام المثبطات الأيضية ... إلخ) لذلك فيمكن القول بأنه يلزم لحدوث هذا التراكم في النبات الحصول على الطاقة الأيضية .

والنقل النشط هو نقل الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . ولقد اقترح عدة ميكانيكيات لشرح فكرة النقل النشط ولم تنل أى منها القبول العام . إلا أن جميع الميكانيكيات المقترحة قد قبلت المبدأ القائل أن النقل النشط للأيون عبر الغشاء غير المنفذ يتم بمصاحبة وسيط وهو « الحامل » "carrier" ذلك المركب الموجود في الغشاء .

(١) طحلب من طحالب المياه العذبة (قد يعرف باسم الجنس *little star* أى النجم الصغير من الطحالب الخضراء *Chlorophyta* من عائلة *Charophyceae*)

(٢) طحلب من طحالب المياه البحرية الحارة (من الطحالب الخضراء *Chlorophyta* من عائلة *Valoniaceae* وقد يعرف بـ *Sea-bottle* أى زجاجة (أو قينة) البحر .

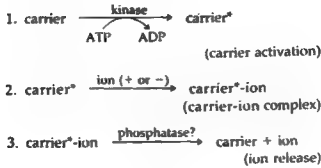


شكل ٦ - ٤ : التركيزات النسبية للأيونات في العصير الخلوي لـ (*Nitella clavata*) و (*Valonia*) *macrophyta* للمقارنة ولتوضيح أن الأيونات يمكن أن تتراكم عكس منحدر تدرج التركيز ، كما تشاهد التركيزات النسبية لهذه الأيونات في بيئة المحو .

فكرة الحامل Carrier Concept

الفراغات الداخلية inner space هي تلك الفراغات التي توجد في النسيج أو الخلية والتي من خلالها تنفذ الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . أين ينتهي الفراغ الخارجى ويبدأ الفراغ الداخلى ذلك لم يثبت جلياً بعد . ومع ذلك فإن قياسات حجم الفراغات الظاهرية قد اقترحت أنه في بعض الحالات أن جزءاً من السيتوبلازم يسمح للانتشار الحر للأيونات . والمساحة أو الحاجز بين الفراغ الخارجى والداخلى غير منفذ للأيونات الحرة . والمروء عبر هذه المساحة قد يعتقد أنها تحتاج إلى تدخل حامل معين والذي يرتبط مع الأيونات في الفراغ الخارجى ثم يطلق هذه الأيونات في الفراغ الداخلى . ويحتمل أن يكون الحاجز غالباً هو الغشاء البلازمى *plasmalemma* .

وأهم ملاحظ نظرية الحامل هو افتراض توسط « معقد الحامل والأيون » « Carrier-Ion Complex » أو ارتباط الحامل مع الأيون في مركب واحد والذي يسهل تحرك الأيون عبر الحاجز غير المنفذ . والأيونات المنفردة إلى الفراغات الداخلية لا يمكنها التحرك خارجياً ومن ثم فإنها تتراكم . وشكل ٦ - ٥ يوضح فكرة الحامل في صورة مبسطة .



ولقد لقيت فكرة الحامل تأييداً واسعاً بين العديد من الباحثين منذ كونها فان دن أونرت Van den Honert في عام ١٩٣٧ . وهناك ثلاث سمات^(١) لامتصاص الملح والنقل النشط تؤيد بشدة صحة فكرة الحامل .

تبادل النظير Isotopic exchange :

جزء الأيون المتصص المصاحب للنقل النشط هو في الغالب غير متبادل مع الأيونات من نفس النوع في الفراغ أو الوسط الخارجي ، هذا وقد ساعدت الأيونات المشعة بصفة خاصة في الكشف عن هذه الملاحظة . قد أوضح إبستين Epstein (18) تلك الحقيقة في أنه لا يمتنع فقط الانتشار العكسي ولكن أيضاً يمتنع تبادل النظير في امتصاص الأيونات النشط وهذا يعني افتراض غشاء غير منفذ بشدة للأيونات الحرة . وبما أن الأيونات تمتص فلا بد أن تُعزى تحركها عبر الغشاء غير المنفذ إلى تدخل الحوامل . وقد بينت تجربة ليجيت وإبستين Leggett and Epstein (37) بوضوح هذا التحليل .

درس ليجيت وإبستين إمتصاص الكبريتات ذات الكبريت المعلم (^{35}S) بواسطة جنور الشعير المفصولة ، فقد وجداً بعد فترة من إمتصاص S^{2-}O_4 أن الامتصاص الكلي للكبريتات يمكن فصله إلى نوعين : S^{2-}O_4 منتشر ، S^{2-}O_4 متصص امتصاصاً نشطاً . وتسمح الجنور بامتصاص الكبريتات المعلمة من محلول $\text{K}_2\text{S}^{2-}\text{O}_4$ لمدة ٦٠ دقيقة . قدرت الكمية الكلية للكبريتات المعلمة الممتصة لبعض عينات الجنور ، أما العينات الأخرى فقد

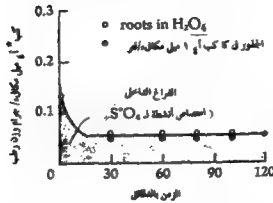
(١) بالطبع هي تبادل النظير Isotopic exchange ، وتأثيرات التشبع Saturated effects والتخصص . Specificity .

وضعت في الماء أو في محلول من $(CaSO_4)$ غير مشبع لفترات مختلفة من الوقت حتى ١٢٠ دقيقة أطلق على هذه الفترة « بفترة عكس الامتصاص » "desorption period" وخلالها تتحرك الكبريتات في انتشار حر إلى خارج نسيج الجذر . وغمس الجنور في محلول $CaSO_4$ يسمح لأي نظير بالتبادل الذي لا بد أن يحدث . وأثناء فترة عكس الامتصاص يحدث فقد سريع للكبريتات المعلقة والتي تعقبها فترة خلالها لا يوجد مزيد من الفقد ، (أنظر شكل ٦ - ٦) . الفقد السريع الابتدائي بالطبع يرجع إلى انتشار SO_4 من تلك المساحات في الجذر التي تسمح بالانتشار الحر والانتشار العكسي للأيونات أي الفراغ الخارجى . وذلك الجزء من الكبريتات المعلقة المتبقية يشير إلى تلك الأيونات ذات النقل النشط إلى الفراغ الداخلى . أيونات الكبريتات في الفراغ الداخلى لا تستطيع الانتشار خارجياً خلال فترة « عكس الإمتصاص » ولا تستطيع أن تتبادل مع النظير الثابت لأيون SO_4 في محلول $CaSO_4$.

تأثيرات التشبع Saturation effects

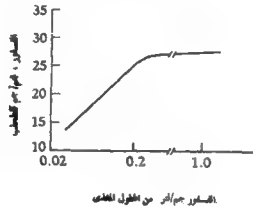
بعض التأييد لفكرة الحامل تأتي من الملاحظات الدالة عن أنه عند زيادة تركيز الملح العالى في الوسط المحيط فيبدو أن معدلات الامتصاص تقترب من الانعدام - وبمعنى آخر فإن نقطة التشبع تقترب من نهايتها ، والتي عندها تكون جميع المواقع النشطة على الحوامل مشغولة . وعند ذلك يمكن أن نرى بسهولة التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع الموجود في التفاعلات الإنزيمية . وحقيقة الحد الأقصى لمعدل الامتصاص ربما تمتد لفترة طويلة نسبية مما يرجع اشتراك عدد محدود من الحوامل العاملة لدرجة أن نقول أنه تحت أقصى كفاءة فإن المواقع النشطة على الحوامل في الحالة السابقة تكون مشغولة طوال الوقت ، وبمجرد أن يطلق الحامل الأنيون في الفراغ الداخلى ، فإنه في الحال يُشغل بأيون من الفراغات في المساحات الخارجة للنسيج . وبالتالي عند نقطة التشبع فإن الدورة تكون دائماً في حركة مستمرة ولا تستطيع أن تسم أسرع بزيادة تركيز الملح . شكل ٦ - ٧ يعطينا مثلاً عن تأثير مستويات التركيز من امتصاص الفسفات بواسطة خلايا طحلب الكلوريل^(١) Chiorella

(١) طحلب الكلوريل من الطحالب الخضراء Chlorophyta، وحيدة الخلية - وهو مادة علمية جيدة في تجارب الفسيولوجى وهو من طحالب المياه العذبة وقد ذكر الحديث عنه أخيراً كغذاء للحيوانات والإنسان على حد سواء نظراً لثروه السريع تحت الظروف العالية



شكل ٦ - ٦ : فصل الكبريتات المنصبة إلى متشرة وأخرى نشطة الامتصاص . قبل وقت الصفر ، جلود الشعير المفصولة قد عرضت لـ S^{O_4} ، ٥، ميلل مكافئ/لتر لمدة ٦٠ دقيقة .

عن : J.E. Leggett and E. Epstein 1956. Plant Physiol 31:222



شكل ٦ - ٧ : المحوى الفسفوري للكلوريل النامية في محاليل مغذية محوية على تركيزات مختلفة من الفسفور .
عن : H.J. Krauss and J.W. Porter 1954. Plant Physiol. 29: 229.

التخصص Specificity :

يقدم مبدأ الحامل تفسير معقول للحقيقة القائلة أن الجنود تمتص الأيونات بالاختيار المميز ، أى أن الأيونات تُمتص بمعدلات مختلفة وتتراكم بمستويات مختلفة في نسيج الجنر ، وبالتالي تدل على وجود الحوامل المعينة المتخصصة . هذا التخصص يكون شديداً مع الأيونات ذات السلوك الكيميائي غير المتشابه ولكن هذا التخصص يكون ضعيفاً أولاً يظهر التخصص مع الأيونات ذات السلوك المتشابه . هذا وقد لاحظ Epstein and Hagen (19) أن الكتيونات أحادية التكافؤ للبوتاسيوم ،

والسيزيوم Cesium والروبيديوم rubidium تنافس بعضها البعض على نفس أماكن الارتباط - أى أن معدل إمتصاص الروبيديوم يمكن أن يقلل بإضافة البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذى . زيادة تركيز الروبيديوم يمكن أن يتغلب على التأثير المثبط للكتيونين الآخرين . لا الصوديوم ولا الليثيوم lithium يبطان امتصاص الروبيديوم وبالتالي يتبين أماكن ارتباط مختلفة على الحامل هذه الأيونات . وجد أن السيلينيت Selenate يبط امتصاص الكبريتات ولكن لا يبط امتصاص الفسفات أو النترات (37) .

مرة أخرى يمكننا أن نجد حالة مماثلة لنشاط الإنزيم مع مادة التفاعل enzyme-Substrate . دراسات تثبيط الإنزيم بالمنافسة معروفة جيداً وعادة ما تشرح على أساس التجاذب المتبادل لمادة التفاعل والمثبط على الأماكن النشطة على الإنزيم^(١) . والحامل يشبه الإنزيم وربما يكون له أماكن ارتباط والتي تجذب أيونين أو أكثر ، ويمكن أن تميز بين الأيونات كما يفعل الإنزيم بين مواد التفاعل المختلفة . والتشابه الموجود في نشاط الحوامل والإنزيمات هو سند قوى لتأييد مبدأ الحامل في الامتصاص النشط للملح .

مضخات الأيون Ion Pumps

لاحظ الباحثون الأوائل أنه بالرغم من أن تراكم الملح يعتمد على الطاقة الأيضية إلا أنه يظهر عدم وجود علاقة كمية بين امتصاص الملح والتنفس . لذلك فقد طالب لونداجارد وبورستوم Lundegordh and Burström (42) أن هذه العلاقة تنشأ بين امتصاص الأنيون وبين ما يسمى التنفس الأنيوني أو التنفس الملحي . فقط لاحظا أن معدل التنفس يزداد عندما ينقل النبات من الماء إلى محلول الملح . والكمية التي يزداد بها التنفس فوق التنفس العادى (أو تنفس الأساس ground respiration) وذلك بنقل النبات أو النسيج من الماء إلى محلول الملح تعرف بتنفس الملح Salt respiration .

والملاحظات الأولية للنداجارد وبورستوم قد امتدت وتطورت للعمل على نظرية الامتصاص النشط للملح بواسطة لونداجارد Lundegordh (40, 41) . وقد افترضت نظرية لونداجارد ما يأتى :

١ - إمتصاص الأنيون مستقل ولا يعتمد على امتصاص الكتيون ويحدث بميكانيكيات مختلفة .

(١) أى أن المثبط بالمنافسة يحل الأماكن النشطة على الإنزيم مما يمنع مادة التفاعل الأصلية من الارتباط على أماكن النشاط بالإنزيم .

٢ - ينشأ منحدر في تدرج تركيز الأوكسجين من السطح الخارجى إلى السطح الداخلى للغشاء وبالتالي يحفز الأكسدة على السطح الخارجى واختزال على السطح الداخلى .

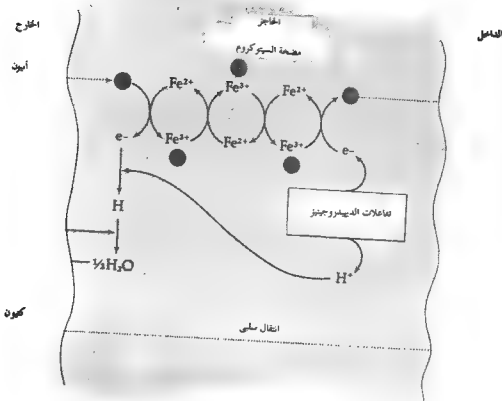
٣ - النقل الفعلى للأيونات يحدث من خلال النظام السيتوكرومى .

وبما أن هناك علاقة كمية بين امتصاص الأنيون والتنفس الملحى وبما أن هذه العلاقة لا تنشأ بامتصاص الكتيون ، لذلك فقد رجحت أن الأيونات فقط هى التى تنقل بالطريق النشط . تثبيط التنفس الملحى وبالتالى تثبيط امتصاص الأيون بواسطة السيانييد Cyanide أو أول أكسيد الكربون دفع لونداجارد إلى اقتراح أن انتقال الأيونات يكون خلال توسط إنزيم سيتوكروم أكسيديز Cytochrome oxidase وهذه السيتوكرومات ربما تكون الحوامل الأيونية .

ونماذج « موديلات » المضخات السيتوكرومية لم يتم العمل عليها بالتفصيل بعد ويحتمل أنها لا تعكس بدقة الطريق الذى تسلكه السيتوكرومات فى الكائنات الحية . على سبيل المثال ، هذه السيتوكرومات غير معروف وجودها فى الأغشية الخارجية . كما أننا نعرف مع ذلك أن السيتوكرومات ترتبط بصفة أساسية بالتركييب الغشائية الداخلية للجسيمات الخلوية (مثل البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا كما سوف يشرح فى الفصول القادمة) .

سوف نتناول نموذجين (مودلين) لمضخات امتصاص الملح لكى نوضح محاولات العلماء الأوائل لتقديم الأساس لفهم فكرة ومبدأ الحامل . لا بد أن نتذكر أن النماذج هى آلات عمل فقط working tools وهى مبررات غير مقبولة كيميائية دقيقة. شكل ٦ - ٨ يوضح نظرية السيتوكروم للنداجارد فى امتصاص الملح .

طبقاً لنظرية لونداجارد فتفاعلات الديهيدروجينيز على السطح الداخلى للحاجز تنتج البروتونات (H^+) والإلكترونات (e^-) . والإلكترونات المنتجة تتحرك خارجياً فى اتجاه سلسلة السيتوكروم ، وتتحرك الأيونات داخلياً (أنظر شكل ٦ - ٨) . عند السطح الخارجى للحاجز يتأكسد حديد السيتوكروم المختزل ، ويفقد إلكترون ويلتقط أنيون . والألكترونات المنطلقة تتحد مع البروتون والأوكسجين لتكوين ماء . وعند السطح الداخلى للحاجز فإن الحديد المؤكسد للسيتوكروم يصبح مختزلاً بإضافة الإلكترون المنطلق من تفاعل الديهيدروجينيز . ينفرد الأنيون على الجانب الداخلى للحاجز فى هذا



شكل ٦ - ٨ : نظرية السيتركروم للنداجارد لامتناس الملح . الإمتصاص النشط للأيونات (A) بواسطة مضخة السيتركروم ، "cytochrome pump" ، امتصاص الكتيونات (M+) يكون سالياً .

التفاعل الأخير . وتمتص الكتيونات امتصاصاً سلبياً لتعادل اختلاف الجهد الناشئ عن تراكم الأيونات على السطح الداخلي للحاجز .

وعلى الرغم من أن نظرية النقل السيتركرومي تساعد على تصور اشتراك الطاقة الأيضية في امتصاص الأيونات إلا أن عدداً من الباحثين لا يؤمن بهذه التفاصيل من الناحية العلمية . على سبيل المثال فقد وجد كل من روبرتسون وويلكنز وويكس (52) Robertson, Wilkins and Weeks أن ٤,٢ - داي نيترو فينول (2,4 dinitrophenol (DNP) المشبط للأوكسدة الفسفورية ، يزيد التنفس ولكنه يقلل امتصاص الملح . هذه النتيجة توضح أن إنتاج الـ ATP لا بد أن يبرز في أي نظرية لتراكم الأيون . والاقتراح الأصلي الذي ينادى بأن الأيونات قادرة على تحفيز التنفس قد وقع تحت هجوم واسع . على سبيل المثال ، وجد كل من هاندلي وأوفرستريت (Handley and Overstreet (21) أن كلاً من أيونات البوتاسيوم والصوديوم تحفز التنفس . وأخيراً لو أن هناك حامل واحد

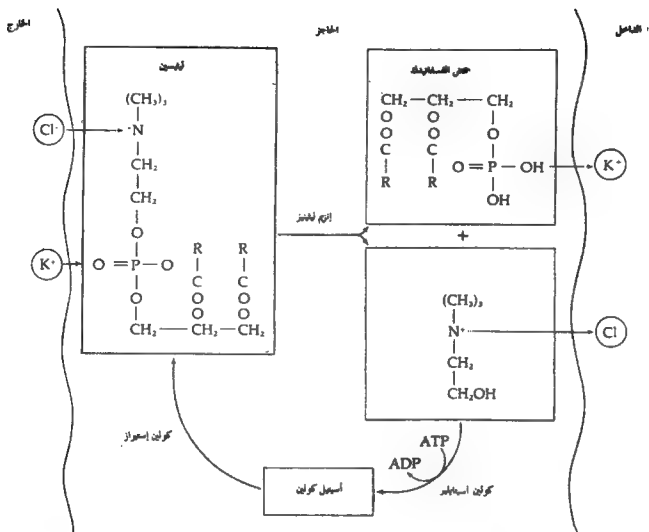
لجميع الأيونات فإن التنافس على مواقع الارتباط بين الأيونات لا بد أن يكون ظاهراً .
فأيونات الكبريتات والنترات والفسفات مع ذلك لا تتنافس مع بعضها .

ميكانيكية حامل الـ ATP Carrier Mechanism

ما وجدته روبرتسون وويلكنز وويكس (52) Robertson, Wilkins and Weeks من أن ٢ ، ٤ داي تروفينول يبط امتصاص الملح كان دليلاً قوياً على اشتراك الـ ATP في الامتصاص النشط للملح . التركيزات المنخفضة من هذا المركب تمنع بالكامل تكوين الـ ATP بدون أن تؤثر أو تزيد من التنفس وعلى ذلك فإن الـ ATP قد يكون ضرورياً للمضخات الأيونية .

اقترح بنيت - كلارك (2) Bennet-Clark ميكانيكية للامتصاص النشط للملح الذي يستخدم فيها الـ ATP . هذا الباحث قد اقترح أن الفسفوليبيدات phospholipids ربما تكون مهمة في نقل الإلكترون عبر الأغشية غير المنقذة . وفي هذا النقل فإن الليثسين lecithin (فسفوليبيد) يتكون أيضاً ويتحلل مائياً بطريقة دائرية - يلتقط أنثائها الأيونات من على السطح الخارجى ويطلقها بالتحليل المائى إلى الفراغ الداخلى . وتمثيل واحد على الأقل من مركبات دورة الفسفاتيد تحتاج إلى الـ ATP (أنظر شكل ٦ - ٩) . مرة أخرى فإن هذا النموذج يواجه عقبات خطيرة عندما نطبقه على النباتات الحية . على سبيل المثال لا تحتوى النباتات على الليثسين والכולين choline أو استراز الكولين ولما كانت النباتات تحتوى على مواد مشابهة ، فعلى ذلك ، نماذج (موديلات) من هذه الطبيعة لا بد أن تمّد بفكرة عمل جاد وهام .

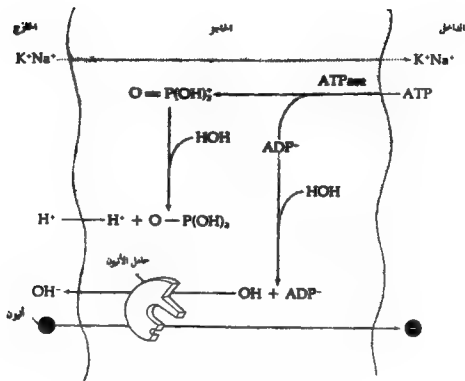
ويبدو منطقياً أن نفترض أن الـ ATP يقدم الطاقة اللازمة للنقل . وقد أوضح النموذج العام الذى قدمه هودجز (25) Hodges وفيه يوضح أن تحلل الـ ATP مهم في نقل أيونات الـ (H^+) عبر الأغشية (أنظر شكل ٦ - ١٠) وكجزء من النموذج فإن إنزيم ATPase يساعد على تحويل الـ ATP إلى كتيون الفسفوريل وأنيون ADP^- . يتفاعل كتيون الفسفوريل $[O=P(OH_2)]^-$ مولداً H^+ وأيونات H^+ المنتجة بهذه الطريقة تتراكم خارج الخلية مع توليد تدرج منحدر للـ pH عبر الغشاء (جهد الغشاء الناقل transmembrane potential) ، أما الأيونات (ADP) فتظل في الخلية . في العديد من الخلايا توجد الشحنات السالبة وتجذب الكتيونات التى تنفذ خلال المسام (قنوات Channels) الموجودة في الغشاء (الغشاء البلازمى - plasmalemma) بالتبادل مع H^- . قد أطلق هيجينوثام Higinbotham (22, 23) على هذه العملية إصطلاح « الأزموزية الكهربية »



شكل ٦ - ٩ : دورة الفسفاتيدات . الأيونات من الفراغات الخارجية تجذب بواسطة الليسين والتحلل المائي ، لمعدن الليسين - الأيون ، يطلق الأيونات إلى الفراغ الداخلي . ثم يعاد تحميل وتكوين الليسين .

“electroosmosis” . والتخصص في امتصاص الأيون قد تمكن في طبيعة المواد الكيميائية المبطنة للمسام . هذه الكيماويات (مضادات حيوية antibiotic) ربما تتفاعل اختياريًا مع بعض الأيونات ، أما الأيونات الأخرى تمر أو تتحرك خلال الغشاء . وقد اقترح هودجز Hodges أيضا أن أنيون ADP⁻ في السيتوبلازم يتفاعل مع الماء لإطلاق OH⁻ وطبقًا لذلك فإن OH⁻ قد يتبادل مع الأنيونات الأخرى .

كما هو موضح في شكل ٦ - ٩ ، ربما يشترك الـ ATP بازواج الطاقة المباشرة في تكوين الحامل ، إلا أن الدليل على تأييد هذه الفكرة غير موجود أو ناقص .



شكل ٦ - ١٠ : دور الـ ATP في نقل أيون الهيدروجين . لاحظ الاختصارات :
 أدينوزين ثلاثي الفوسفات (ATP) ، أدينوزين ثنائي الفوسفات (ADP) ، كميون الفسفوريل [O=P(OH)₂]⁺ ،
 أيون الهيدروكسيل (OH⁻) ، الهيدروجين (H⁺) .

From H. Lundegårdh 1950. *Physiol. Plant.* 3: 183

عن :

جهد الغشاء الناقل ومعادلة نرنست

Transmembrane Potential and Nernst Equation

جهد الغشاء الناقل أو جهد التيار الكهربى (فولتاج voltage) يتولد عبر الغشاء نتيجة لاختلاف تركيزات الأيونات على كل جانب (من هذا الغشاء) ولما كان هذا هو الجهد الكهربى (voltage) فإنه يمكن قياسه بمجموعة من الإلكترودات electrodes وفولتاميتر Voltmeter (جهاز قياس الجهد الكهربى) . يستخدم الكترود إبرى needlelike (ألكترود دقيق microelectrode) لقياس عصير الخلية من خلال ثقب يصل إلى الفجوة . أما الألكترود الآخر فيعمل خارج الخلية كمرجع للألكترود الآخر ، ويقاس فرق الجهد بين داخل وخارج الخلية . لا بد أن نتذكر أن فرق الجهد المقاس

يرجع إلى خواص الغشاء الذى يؤثر على نفاذيته وبدرجة أكبر على انتقال الأيونات . وضع أيونات الأليدروجين إلى خارج الخلية واحتفاظ الخلايا بالأيونات سوف يوجد منحدر كهروكيميائى electrochemical وبالتالى جهد غشائى ناقل . ويمكن أن نستخلص من نموذج « موديل » هودجز Hodges (شكل ٦ - ١٠) امتداد الجهد الغشائى الناقل الذى يؤثر مباشرة على نفاذية الغشاء النسي للكتيونات ، مرجحين أن الغشاء منفذ لهم .

فيما يختص بنقل الأيونات نتيجة الاستجابة لمنحدر التدرج الكهروى عبر الغشاء ، فإن صافي التحرك سوف يتناقص عندما يحدث الاتزان بين جهدها الكهروى وجهدها الكيميائى ، يمكننا استخدام معادلة نرنست لتحليل هذا الاتزان وتقييم إذا ما كان تراكم الأيونات يرجع إلى الامتصاص السلبى أو الامتصاص النشط . وتظهر معادلات نرنست كما يلى :

$$\Psi_i - \Psi_o = E$$

$$E = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[C_o^+]}{C_i^+} = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[A_i^-]}{[A_o^-]}$$

$$\Psi_i = \text{الشحنة الكهربائية الداخلية}$$

$$\Psi_o = \text{الشحنة الكهربائية خارج الخلية (الوسيط)}$$

$$E = \text{جهد الغشاء الناقل (لليفولت)}$$

$$R = \text{ثابت الغاز}$$

$$T = \text{درجة الحرارة المطلقة}$$

$$F = \text{ثابت فراداى}$$

$$n = \text{تكافؤ الأيونات}$$

$$C_i = \text{تركيز الكتيون (مولارى) داخل الخلية}$$

$$C_o = \text{تركيز الكتيون (مولارى) خارج الخلية}$$

$$A_i = \text{تركيز الأنيون (مولارى) داخل الخلية}$$

$$A_o = \text{تركيز الأنيون (مولارى) خارج الخلية}$$

من هذه المعادلة يمكننا أن نرى أنه عندما تكون E أقل من الواحد تكون الخلية سالبة الشحنة حيث لا بد أن تكون $[C_o^+]/[C_i^+]$ أقل من الواحد . عند الاتزان فإننا نتوقع أن

الكتيونات تتراكم داخل عصير الخلية . وأيضاً تحت هذه الظروف التي عندها تكون E أقل من الواحد ، فإن $[A_i^+]/[A_o^-]$ لا بد أن تكون أقل من الواحد وأن تركيز الأنيون في خارج الخلية أعلى منه في داخل الخلية . والعبرة من هذه الملاحظات المبنية على أساس معادلة نرنست هي أن العصير الخلوي يمكن أن يحتوي على كتيونات متراكمة من تلك الموجودة في المحلول المغذى للبيئة بدون نقل نشط للكتيون . وبمعنى آخر أن الكتيونات لا تنتقل عند منحدر التدرج الكهروكيميائي . إلا أنه لو أن تركيز الكتيونات في الداخل يكون أعلى من ذلك المتوقع بمعادلة واترمان نرنست ، لذلك فإن جزءاً أو كل عملية التراكم تكون ضد منحدر التدرج الكهروكيميائي وتتميز عندئذ بالنقل النشط .

عملياً ، لتقدير النقل النشط أو النقل السلبي للأنيونات ، فيقاس تركيز الأنيونات في الداخل والخارج . كما يقاس أيضاً جهد الغشاء الناقل (E) . تركيزات الأنيونات يعوض عنه في معادلة نرنست لنصل إلى حساب جهد الغشاء الناقل (E -calculated) أى قيمة E حسابياً) وتستخدم العلاقة التالية للتفريق بين هل هي عملية الامتصاص النشط أم الامتصاص السلبي .

$$D = (E - \text{measured} - (E - \text{calculated}))$$

$$D = (E \text{ المحسوبة } E) - (E \text{ المقاسة } E)$$

لو كانت D (الفرق أو القوة الدافعة) قيمتها سالبة وكان الأيون كاتيون فإن الكتيون يتراكم بالنقل السلبي . والقيمة الموجبة تدل على أن الكتيون امتص بالعملية النشطة . ولو كانت قيمة D سالبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص النشط ، ولو كانت قيمة D موجبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص السالب . وفي النبات الكامل فإن الحالة لا تكون دائماً بالصورة القاطعة التي ذكرت هنا . ولتقدير العملية التي تشترك في تراكم الأنيون طبقاً لمعادلة نرنست فإن الخلايا (الأنسجة أو الأعضاء النباتية) لا بد أن تكون في حالة اتزان عندما تجرى القياسات . هذه الحالة غاية في الصعوبة عند التنفيذ . إلا أن جدول ٦ - ١ يعطى بعض الأرقام النظرية التي تعزز الطريقة المشروحة .

الخلايا النباتية المشحونة بشحنات سالبة تدل على أن امتصاص الأنيون يكون بالطريقة النشطة (ضد منحدر تدرج الجهد الكهربائي) وأن انتقال الكتيونات يكون في الغالب بالطريقة السلبية . هذه الملاحظة لانتقال الكتيون تؤكد النقطة المذكورة سابقاً .

جدول ٦ - ١ : القيم النظرية موضح حساب هيدروإذا ما كانت الأيونات هراكم طبقاً لفلل السلى أم الفلل البشط .

طريقة الفلل	D	قيمة K الفلل	قيمة K الفلل	الأورد
سلى	-40	-80	-120	cation
نقط	+55	-175	-120	cation
نقط	-220	+100	-120	anion
سلى	+20	-100	-120	anion

العوامل المؤثرة على امتصاص الملح Factors Affecting Salt Absorption

الأنشطة الفيزيكية والكيموحيوية biochemical للكائنات الحية معرضة للتأثيرات البيئية الخارجية والداخلية . ليس هناك استثناء فى امتصاص الملح ، حيث أنه يسرع أو يبطئ، أو يحفظ تحت ديناميكية الاتزان وذلك كله بواسطة العوامل المتغيرة دائماً . ولقد تعود العالم أن يقوم بدراسة تأثير كل عامل على حدة وذلك بضبط والتحكم فى البيئة ثم يقوم بدراسة العامل المراد دراسته . وقد فعل العلماء ذلك فى عملية امتصاص الملح ، ولدينا الآن الكثير من التصور عن سير هذه العملية تحت الظروف الطبيعية المتغيرة (وقد يكون هذا التصور غير كامل) . هذا وسوف نتناول بالشرح تأثيرات الحرارة ، pH ، الضوء ، والإجهاد الأوكسجيني ، وتأثير الفعل المتبادل والنمو على امتصاص الملح .

درجة الحرارة Temperature

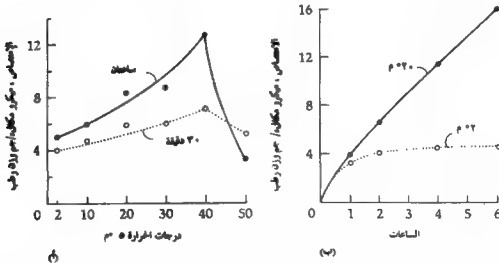
بصفة عامة تؤدي زيادة الحرارة إلى إسرار امتصاص الملح . إلا أن تأثير الحرارة على امتصاص الملح يُحصَر فى مدى ضيق نسبياً . وبالإضافة إلى إسرار امتصاص الملح ، فإن زيادة درجة الحرارة الأزيد من الحد الأقصى تمنع وتحد بالكمال العملية (أنظر شكل ٦ - ١١) . ومن المحتمل أن حدوث التأثيرات المثبطة للحرارة العالية يرجع إلى الإخلال فى طبيعة الإنزيمات أو فى تمثيل وبناء بعض المكونات الأساسية اللازمة لامتصاص الملح .

تغيرات الحرارة تؤثر على كل من عمليات الامتصاص السلبي والامتصاص النشط . معدل الانتشار الحر على سبيل المثال يعتمد على الطاقة الحركية الذاتية للجزيئات والأيونات المنتشرة ، والتي بدورها تعتمد على درجة الحرارة . لذلك فإن تخفيض درجة

الحرارة سوف يبطيء أى عملية تعتمد على الانتشار الحر . وبالطبع فإن درجات الحرارة المنخفضة سوف تبطيء من التفاعلات الكيميائية الموجودة في النقل النشط .

تركيز أيون الأيدروجين Hydrogen Ion Concentration

ميسورية الأيونات في محلول التربة يتأثر بعمق بتركيز أيون الأيدروجين . تأين الألكتروليتات electrolytes أو أرقام التكافؤ للأيونات المختلفة الأنواع تتأثر بالتغير في الـ pH . على سبيل المثال ، أيونات الفسفات أحادية التكافؤ H_2PO_4^- هي صورة الفسفور الأكثر امتصاصاً بواسطة النباتات . إلا أنه عندما تقترب البيئة من الـ pH القلوى فإن الناتج الأول سوف يكون الفسفات ثنائية التكافؤ (HPO_4^{2-}) ثم يعقبه تكوين الفسفات ثلاثي التكافؤ (PO_4^{3-}) والأيون ثنائي التكافؤ شحيح الميسورية للنبات ، أما الثلاثي التكافؤ فهو غير ميسور كلية للنبات . وبالتالي فإن الأيون أحادي التكافؤ يمتص بسرعة عن ذلك الأيون الثنائي التكافؤ ، ويسرع من امتصاص الفسفات الـ pH الحامض . وقد وجد روبرتسون Robertson (51) أنه طالما أن البورون يمتص على صورة الحامض الكامل H_3BO_3 أو كأيون H_2BO_3^- لذلك فلا بد أن يمتص أسرع عند انخفاض الـ pH . وعلى النقيض للملاحظات السابقة عن الأيونات فإن زيادة الـ pH سوف تحفز امتصاص الكتيونات .



شكل ٦ - ١١ : (أ) تأثير الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقراص الجذر الممسولة .
(ب) امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقراص الجذر الممسولة فوق فترة طويلة من الوقت .

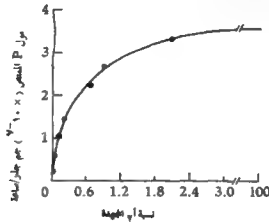
بينت العديد من التجارب تأثير قليل للـ pH كما قدر على الفم (51) أما التأثيرات الواضحة للـ pH فهي تحدث غالباً عندما يُبسط ميسورية الأيون . لو أن تركيز الأيون على بلـ درجة كافية فإنه من الصعب أن يُرى نقص لهذا الأيون على النبات على المدى الفسيولوجي لقيم الـ pH . بالطبع عند قيم الـ pH الخارجة عن المدى الفسيولوجي فإن الأنسجة النباتية تتحطم وكذلك الحوامل وسوف يؤدي ذلك إلى تثبيط الامتصاص .

الضوء Light

تأثير الضوء على فتح وغلق الثغور وعلى التمثيل الضوئي تؤثر تأثيراً غير مباشر على الامتصاص . الثغور المفتوحة تزيد من التدفق الواسع للماء في الإنسياب النتحى وهذا بالتالى يؤثر على امتصاص الملح . والطاقة الناتجة من عملية التمثيل الضوئي تقدم الطاقة اللازمة لامتصاص الملح ، كما يعطى الأوكسجين ظروف محسنة للامتصاص النشط للأيونات .

الإجهاد الأوكسجيني Oxygen Tension

الطور النشط لامتصاص الملح يثبط بغياب الأوكسجين . في الحقيقة هذه الملاحظة هي التي أيدت بشدة النظريات المبكرة على النقل النشط . شكل ٦ - ١٢ يوضح التأثير الشديد للأوكسجين على امتصاص الفسفات .



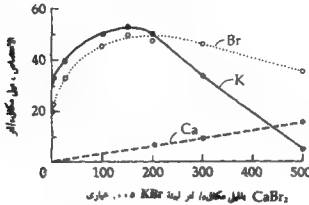
شكل ٦ - ١٢ : تأثير الأوكسجين على امتصاص الفسفات بواسطة جذور الشعير المستأصلة الموضوعة في

محاليل فسفات (١ × ١٠^{-٤} مول) عند pH ٤ .

عن : H.T. Hopkins. 1956. Plant physiol. 13: 155.

تأثير الفعل المتبادل Interaction Effect

ربما يتأثر امتصاص أيون ما بوجود أيون آخر . ففي دراسة على امتصاص (بروميد البوتاسيوم KBr بواسطة جذور الشعير المستأنسة ، وجد فيتس (58) أن امتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم ، والمغنسيوم ، وبكثيوات عديدة التكافؤ أخرى في البيئة الخارجية . وقد وجد فيتس تأثير مزدوج للكالسيوم على امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين . وقد وجد أن امتصاص البوتاسيوم والبرومين يكون أقل في غياب الكالسيوم ، ولكنها تقل بعد زيادة تركيز الكالسيوم فوق الحد الأعلى (أنظر شكل Overstreet Jacobson ٦ - ١٣) . وقد وجد أيضاً أفرستريت وجاكبسون وهانثلى (46) and Handley هذا التأثير للكالسيوم . امتصاص المغنسيوم يتأثر أيضاً عكسياً في وجود الكالسيوم (45) .



شكل ٦ - ١٣ : تأثير الـ Ca على امتصاص الـ K و Br عند التركيزات المنخفضة من الـ Ca ، فإن امتصاص كل من الـ K و Br يزداد . وعندما يزداد تركيز الـ Ca فإن امتصاص الـ K و Br ينخفض .

عن : F.G. Viets. 1944. Plant Physiol. 19: 466.

وصف إيبستن وهاجن Epstein and Hagen (19) تبادل الفعل للعديد من الأيونات (K, Cs, Li, Rb and Na) كمنافسين لأماكن الربط على الحوامل . على سبيل المثال فقد وجد أن كلاً من البوتاسيوم والروبيديوم والسيزيوم تنافس مع بعضها البعض على الارتباط النووي بالمواقع النشطة على الحوامل . وعلى النقيض فإن كلا من الليثيوم والصوديوم لا تنافس وبالتالي لأنهما أماكن ربط مختلفة . وقد وجد أخيراً أن الباريوم والكالسيوم والأسترنشيوم Strontium تنافس مع بعضها البعض على الأماكن النشطة التي هي غير مشغولة بالامتصاص النشط للمغنسيوم (20) .

والتداخل وتبادل الفعل بين الأيونات يبدو أنه مرتبط أساساً بالقابلية والتخصص في مواقع الربط على الحوامل . فإذا كان هناك عدد كافى من هذه المواقع فلا يظهر أى تداخل أو تنافس ، والأيونات التى تتبادل فى الربط على هذه المواقع سوف تتمتع بالسرعة والكفاءة القصوى . وأيضاً إذا كانت مواقع الربط لأيون ما على التخصص لهذا الأيون ، فإن امتصاصه لا بد أن لا يتأثر بوجود أيونات أخرى .

النمو Growth

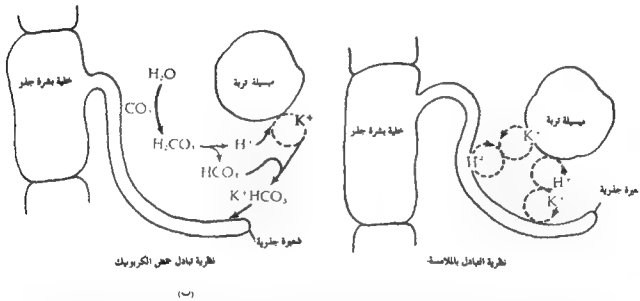
لفترة زمنية قصيرة فإنه من الممكن دراسة امتصاص الملح بواسطة أنسجة النبات بدون تدخل النمو . إلا أنه ، وعلى المدى الطويل من الزمن ، فإن امتصاص الملح يمكن أن يتأثر بشدة النمو . حيث أن نمو النسيج أو النبات ربما يزداد فى المساحة السطحية وعدد الخلايا وبناء أماكن ربط جديدة أو بناء حوامل جديدة ، تلك العوامل التى تحفز امتصاص الملح . زيادة حجم الماء الممتص بواسطة الخلية الناضجة ربما تخفف من تركيز الملح الداخلى وبالتالي يزداد نشاط الامتصاص .

وعندما نتناول نمو النبات الكامل بدلاً من الأنسجة ، لابد أن نأخذ فى الحسبان الأطوار المختلفة لنمو النبات وتأثيرها على امتصاص الملح . على سبيل المثال عندما يكبر الجذر فى العمر فإن المساحات السابقة فى الجذر التى كانت تشترك فى امتصاص الملح تصبح مسبنة بكثافة heavily suberized ولا تستطيع أن تمتص الملح . النمو الخضرى والنشاط الأيضى المصاحب لمرحلة النمو الخضرى يستوجب مطالب واحتياجات عالية من عديد من العناصر ، كما أن الزيادة فى المجموع الخضرى تودى إلى زيادة فى تحرك الماء ، والذى قد يؤثر على الامتصاص السلبي وانتقال الأملاح .

الامتصاص والانتقال Absorption and Translocation

كيف تنتقل الأملاح فى النبات ؟ ميسورية المغذيات فى التربة وفى الطور السائل للتربة قد شرحت فى نظريتين : « نظرية التبادل باللامسة » contact exchange theory و « نظرية تبادل حمض الكربونيك » carbonic acid exchange theory . وكلتا النظريتين قد دُوفِع عنها وانتقدتا ولكنهما ما زالتا أفضل تفسير لميسورية الأملاح المعدنية للنبات فى التربة (أنظر شكل ٦ - ١٤) .

وطبقاً لصاحبي نظرية التبادل بالملازمة ، جنى وأوفرستريت (32, 33) Jenny and Overstreet فقد تتبادل الأيونات من عامل ادمصاصي إلى عامل ادمصاصي آخر (غروي الطين وغروي الجذر) دون مشاركة الألكتروليتات الحرة أى أن الأيون قد يدمص بواسطة جذور النبات دون أن ينوب أولاً في محلول التربة وقد فسر صاحبها هذه النظرية ذلك كنتيجة لإلتحام المسافات المتذبذبة المتلامسة للأيونات المدمصة . فالأيون مدمص ألكتروستاتيكي لحبيبة صلبة مثل جذر النبات أو ميسيلة الطين وليس ممسوكاً بإحكام تام وقوى جداً ولكنه يتذبذب في نطاق ضيق من الحجم الفراغي . لو أن هناك إدمصاصيان قريبين من بعضهما البعض بدرجة كافية فإن حجم التداخل لأيون ما مدمص على حبيبة ما يلتحم مع الحجم المذبذب لأيون مدمص آخر على حبيبة أخرى وقد يحدث التبادل بينهما (أنظر شكل ٦ - ١٤ - أ)



شكل ٦ - ١٤ : نظريتا التبادل بالملازمة ، وتبادل حمض الكربونيك . الهيدروجين من الجذر يتبادل مع K^+ على سطح ميسلة الطين . تبادل حمض الكربونيك يشمل تكوين حمض الكربونيك من CO_2 . ويحل حمض الكربونيك حيث يدمص أيون H^+ إلى سطح ميسلة التربة ويحل محله K^+ والذي يمكن أن يدمص إلى خلايا الجذر .

يلعب محلول التربة دوراً هاماً في نظرية تبادل حمض الكربونيك حيث يمد البيئة بتبادل الأيونات بين الجذر وميسليات الطين . وطبقاً لهذه النظرية فإن CO_2 التنفس ينطلق بواسطة الجذر ، ويكون حمض الكربونيك (H_2CO_3) بملازمة محلول التربة . وفي محلول التربة يتفكك حامض الكربونيك ليكون كتيون (H^+) والأنيون (HCO_3^-) .

ويتنشر أيون الهيدروجين إلى ميسيليات الطين حيث يمكن أن يتبادل مع الكتيونات المدمصة على أسطح الطين . والكتيونات المدمصة أصلاً على أسطح الطين تنطلق إلى محلول التربة ، وهنا تكون حرة للانتشار على سطح الجذر حيث يمكن أن تمتص بالتبادل مع H^+ أو كزوج من الأيونات مع اليكربونات (أنظر شكل ٦ - ١٤ ب)

والامتصاص الفعلي للأملاح بواسطة الجذور هو كل من السلبي والنشط . فتتحرك الأملاح داخل الفراغات الحرة الظاهرية هو تحرك سلبي والذي يرجع إلى الانتشار الحر للأيونات . وهناك بعض الخلط في أي مساحة من الخلية تشغل بالفراغات الظاهرية الحرة . بعض الباحثين ، مثل ليفيت Levitt (38) حصر وجودها في جدر الخلايا ، أما البعض الآخر فقد اقترح أن جزءاً من السيتوبلازم يمكن أيضاً أن يشمل على فراغات ظاهرة حرة . الفراغات الداخلية حيث تتراكم الأملاح إلى تركيزات عالية عن تلك الموجودة في الوسط الخارجي ، فيعتقد أنه يشمل جزء من السيتوبلازم والفجوة . ويأخذ ما سبق في الاعتبار ، فلا بد أن نقدر كيف يتحرك الملح الممتص من السطح الخارجي للجذر عبر القشرة ثم إلى داخل تجويف الخلايا الميتة الموصلة في العمود الوعائي .

والأيونات الممتصة يعتقد أنها تتحرك بحرية نوعاً في الجذر حتى الأنودرمز (البشرة الداخلية للجذر) حيث أن اختراقها أبعد من ذلك قد يعاق بواسطة شريط كامبري Casparian Strip . وحساب حجم الفراغات الظاهرية الحرة بواسطة بتلر Butler (11) وإيستين Epstein (17) قد أيد الرأي بأن الطاقة الأيضية لا تلزم للأملاح المعدنية لكي تصل إلى الأنودرمز .

ربما تتحرك الأيونات المنتشرة نسبياً بغير إعاقه خلال جدر الخلايا الميتة (النظام الميت apoplast) والنظام الحي symplast للبلازموزماتا (خيوط السيتوبلازم التي تعبر من خلية إلى أخرى) . وفي هذا الخصوص فإن جميع السيتوبلازم لخلايا القشرة يمكن أن يرتبط من خلال البلازموزماتا ، وهذه التراكيب تقدم طريقاً ممتازاً لتحرك الملح .

ولتوضيح كيفية انتقال الأملاح عبر الأنودرمز ثم تحركه إلى تجويف الأوعية الخشبية حيث تتراكم ضد منحلل تدرج التركيز تعتبر مشكلة محيرة لعدد من السنين . وكما هو الحال في تراكم الأملاح في الفجوات الخلوية الذي يعتبر عملية نشطة فإنه أيضاً تستخدم الطاقة الأيضية في تراكم الأملاح في أوعية الخشب . فخلايا الأنودرمز تمثل حاجزاً

للإنتشار السلى للأيونات ، ويعتقد أن شريط كاسيرى يمثل الصورة المتحركة في هذا الشأن (أنظر شكل ٦ - ١٥) . وبسبب هذا الشريط فالمواد الموجودة في المحلول لا يمكنها العبور لا بين الجدر أو خلال جدر خلايا الأنودرمز . ولا تستطيع أن تمر بين البروتوبلازم والجدار وذلك بسبب التماسك القوى للبروتوبلاست إلى شريط كاسيرى ، وبالتالي فالطريق الوحيد الصالح هو خلال البروتوبلاست .

لقد اقترح العلماء نظريات مختلفة لشرح مرور الأملاح عبر الأنودرمز ثم إلى الخشب . وأكثر تلك النظريات قبولاً هي المؤسسة على فرض وجود منحدر مترج لنقص O_2 وزيادة CO_2 من القشرة إلى الأسطوانة الوعائية (15) . والخلايا الحية التي تتوسط بين أوعية الخشب لا بد بالتالى أن تحتوى على مستوى منخفض من النشاط الأيضى . ولما كانت الطاقة لازمة لتراكم الملح ضد منحدر تدرج التركيز لمسك هذا الملح ، فهذه الخلايا الداخلية على النقيض من خلايا القشرة تحبذ فقد الأملاح . وعلى ذلك فإن العملية تكمن في أن الحامل يعمل من القشرة في اتجاه الأسطوانة الوعائية (14) . ولأن الإنتشار العكسى خلال شريط كاسيرى غير المنفذ يكون مستحيلاً فيكون هناك فقد في اتجاه واحد للملح إلى فراغ الأوعية الخشبية .

دورة الأملاح Circulation of Salts

تنتقل الأملاح المتراكمة في أوعية خشب الجدر إلى المجموع الخضرى فتوزع ويعاد توزيعها خلال النبات كله . على سبيل المثال ، الأملاح المعدنية التي وصلت إلى الأوراق يمكن أن تسحب منها قبل تساقط الأوراق ويمكن أن تنتقل إلى أجزاء النبات الأخرى (إلى أماكن التكاثر أو إلى الأوراق الأصغر عمراً) . كما أن هناك أيضاً إعادة توزيع عام للعناصر ذات التحرك العالى في النبات .

وبصفة عامة فإن توزيع العناصر يأخذ طريقه خلال الأنسجة الوعائية . ولتحديد أى من النسيج الوعائى تمر خلاله الأملاح من مكان لآخر في النبات قد مثل صعوبة كبيرة أمام علماء فسيولوجيا النبات قبل اكتشاف العناصر المشعة . فمنذ اكتشاف العناصر المشعة اكتشف العلماء طرق عديدة مختلفة لانتقال الأملاح . سوف نشرح تحرك الأملاح في الخشب ، وفي اللحاء وجانبياً بين هذين النسيجين والخارجة من الورق .



شكل ٦ - ١٥ : خلايا الأندودرمز مع شريط كاسيري ، الشريط المتكون من مواد ملجئة ومسيرة ،
 انحصارات هي : (CS) شريط كاسيري (PM) الغشاء البلازمي ، (T) الغشاء البلازمي الداخلي (الفجوى) (V)
 الفجوة قوة التكبير $\times 90200$.

عن : Biophoto Associates. Dr. Myron C. Ledbetter, Brookhaven National laboratory.

انتقال الأملاح في الخشب Translocation of salts in xylem

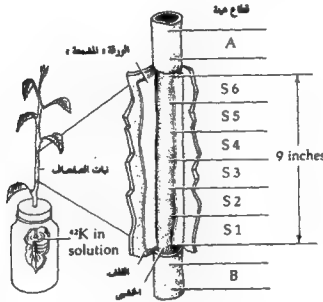
بسبب الملاحظات والبراهين التي تجمعت خلال الثلاثين عاماً الماضية فلا يوجد أدنى شك في أن الملح المتراكم في خشب الجذر يحمل إلى أعلى مع تيار النتج . وتحرك الأملاح إلى أعلى في أنسجة الخشب قد أثبت بطرق مختلفة . تجارب التحليلق *ringing experiments* التي أجراها العديد من الباحثين (12, 44, 48) قد أوضحت أن انتقال الأملاح إلى أعلى لا يتمتع بإزالة نسيج اللحاء . وكميات كبيرة نسبياً من الأملاح الذائبة قد وجدت في عصارة الخشب بالتحليل المباشر . وإذا ما حملت الأملاح عبر تيار النتج فلا بد أن نلاحظ زيادة في امتصاص الملح مع زيادة معدل النتج . فقد لاحظ ذلك كل من أرنون وإستوت وسيبوز Arnon, Stout, and Sipos⁽¹⁾ على نباتات الطماطم . فقد وجدوا أن القسفات ذات النشاط الإشعاعي تتحرك إلى أعلى في اتجاه قمة نبات الطماطم أكثر سرعة تحت الظروف المشبعة للنتج السريع (مثل الأشعة الساطعة) عنه تحت الظروف غير المشبعة . وجد ستكلييف Sutchiffe (57) أنه لو بُطِنت الورقة بواسطة تغطية الورقة بكيس من البولي إيثيلين فإن انتقال الأملاح المعدنية إلى تلك الورقة يقل بدرجة ملحوظة .

وباستخدام العناصر المشعة ، فقد حصل كل من إستوت وهوجلاند (56) Stout and Hoagland على ملاحظات « كلامسيكية » أن طريق الانتقال إلى أعلى للأملاح هو أنسجة الخشب . فقد فصلا بعناية القلف والخشب بامتداد ٩ بوصات في طول ساق الصفصاف^(١) willow ثم وضعوا (حشراً) شريط من الورق المدهون شمع بين الخشب والقلف ، ولم تقطع استمرارية نسيج القلف والخشب وترك النبات سليماً ، ثم سمحا لنبات الصفصاف بامتصاص البوتاسيوم المشع لمدة خمس ساعات ثم بعد ذلك حلا قطاعات للمساحات المعاملة وأجزاء سليمة من الساق للبوتاسيوم المشع .

والبيانات الموضحة في شكل ٦ - ١٦ وجداول ٦ - ٢ تُظهر بوضوح أن البوتاسيوم انتقل إلى أعلى في نسيج الخشب . والتحليل الكيميائي لقطاعات فوق وتحت المساحة المشقوقة تفيد أن تفرغاً جانبياً للبوتاسيوم بين اللحاء والخشب يأخذ طريقه بسرعة إلا أن انتقال البوتاسيوم إلى أعلى أو إلى أسفل قد تعطل . ولو افترضنا أن شريط الورقة « المشبعة » المحشورة بين القلف والخشب هو غير منفذ كلية للبوتاسيوم المعلم المحمول على طول النبات مع تيار النتج ، فحينئذ يجب أن نفترض أن بعض النقل قد

(١) من أشجار العائلة الصفصافية Salicaceae واسم الجنس العلمي Salix .

حدث في نسيج اللحاء (إلا أنه بكميات دقيقة جداً) هذا الافتراض بني على أساس اكتشاف كميات صغيرة من النشاط الإشعاعي في القلف على طول مساحة الشق . لقد بينت تجربة إستوت وهوجلاند أن انتقال الأيونات لأعلى يحدث عادة في نسيج الخشب وهناك تغير داخلي جانبي بين الخشب والكميوم واللحاء يحدث بسرعة . وهذا التغير الجانبي الداخلي بين النسيج الوعائي في اتجاه الكميوم قد لوحظ في نباتات القطن والفاصوليا (42, 6)



شكل ٦ - ١٦ : طريقة إيجاد الانتقال إلى أعلى والانتقال الجانبي للأملاح . فقد فصل قلف نبات الصنف عن الخشب باستخدام ورقة + مشعة . وقد ترك كل من القلف والخشب متلاصقين . وقد سمح للفصل بامتصاص ^{42}K - وقد حلت مساحات كاملة للبوتاسيوم المشع . S = عينة .

الانتقال الجانبي للأملاح : Lateral translocation of salts

قد لاحظنا من تجارب إستوت وهوجلاند بأنه بالإضافة إلى انتقال الأملاح إلى أعلى ، يوجد أيضاً تحرك جانبي بين الأنسجة الوعائية . وبصفة عامة فنسيج الخشب يكون منفصلاً عن اللحاء بواسطة طبقة من الخلايا الحية والتي تكون النسيج الكميومي Cambial tissue . وربما ينظم نسيج الكميوم إلى حد ما كمية الملح المحمولة خلال تيار النتح . ولو أن حركة الأملاح إلى أعلى لا تنظم بطريقة ما ، فإن مساحات معينة من النبات لا تُمد بالملح . والكميوم مهيمناً بطريقة ما للدرجة أنه يستطيع أيضاً وفيزيقياً أن

ينظم تحرك الملح إلى أعلى وإلى الجانب وإلى أسفل وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) أن التراكم النشط للملح بواسطة خلايا الكميوم ربما تعمل كمانعة ضد أي تميز في دفع الملح إلى أعلى مع تيار النتج .

ونسيج الكميوم قد يميز بين الأملاح المعدنية المحمولة مع تيار النتج . فمثلاً إذا وجد عنصر معين بتركيز على في اللحاء ، فينشأ توازن بين اللحاء والكاميوم ويتدخل في مرور هذا العنصر في تيار النتج ومن المحتمل إهماله (4) . إلا أنه لو أن هذا العنصر يوجد بتركيز منخفض في اللحاء فإن التراكم النشط لهذا العنصر وانتقاله الجانبي إلى اللحاء لا بد أن يحفز .

جدول ٦ - ٧ : نتائج التجربة المروحة في شكل ٦ - ١٩ .

Source: From P. R. Stout and D.R. Hoagland, 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Ann.J. Bot.* 26:320.

القطاع	الفرع العلوي		الفرع هو العلوي	
	^{42}K في الخشب (ppm)	^{42}K في اللحاء (ppm)	^{42}K في الخشب (ppm)	^{42}K في اللحاء (ppm)
SA	53.0	47	٦٤	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112	87	69
S3	0.3	98		
S2	0.3	108		
S1	20.0	113		
SB	84.0	58	74	67

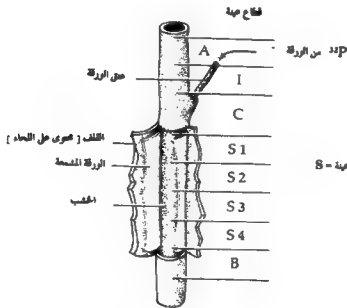
جزء في الوزن = ppm = $\frac{\text{Sample}}{\text{Sample} + \text{Sample}}$

: انتقال الأملاح في اللحاء في Translocation of salts in phloem

التحرك الابتدائي للأملاح في الاتجاه إلى أعلى يحدث في نسيج الخشب . إلا أنه بالرجوع إلى عام ١٩٣٥ أوضح كورتس Curtis (16) أن تحرك الأملاح المعدنية إلى أعلى ربما يحدث في اللحاء . فقد أوضح كورتس أن نمو قمة الساق يتمرقل لو أزيلت حلقة مرتفعة نسبياً من القلف على الساق . هذه التجربة تبدو أنها تؤيد الرأي القائل أن انتقال

الأملاح إلى أعلى يحدث أيضاً في نسيج اللحاء . إلا أنه بسبب الوضع المرتفع للحلقة على الساق في تجربة كورتس ، فإننا لا بد أن نرجع أن التأثير الأصلي على نمو قمة الساق كان بسبب تعطل حركة الأملاح السفلية الخارجة من الأوراق وجعلها تتحرك إلى أعلى في اللحاء وليس بسبب امتصاص الجذر للأملاح . هذا الافتراض مؤسس على الملاحظة العامة أن تحليق الساق بالقرب من مستوى الجذر ليس له تأثير على التغذية الملحية .

أوضحت الدراسات التي استخدمت فيها العناصر المشعة تحرك الأملاح إلى أسفل خلال اللحاء . وتحرك الأملاح الخارج من الورقة يبين أن الأملاح تدخل إلى الوعاء الرئيسي متدفقة من مصادر الأوراق وتتحرك أولاً في الاتجاه إلى أسفل في نسيج اللحاء (2,42) . شكل ٦ - ١٧ وجدول ٦ - ٣ يوضحان البيانات على تحرك الأملاح في نسيج اللحاء . ولتأكيد وتعميد الملاحظات الأولى لكورتس Curtis ، فقد أوضحت التجربة أيضاً حركة الأملاح في الاتجاه العلوى . جدول ٦ - ٣ يوضح أيضاً وبوضوح كامل أن الانتقال الجانبي بين الأنسجة الوعائية يحدث حيث أن كلاً من اللحاء والخشب



شكل ٦ - ١٧ : طريقة تتبع حركة ^{32}P إلى أسفل . القلف الذي يقع مباشرة أسفل حقن الورقة نبات القطن قد فصل عن الخشب بواسطة شريط ورقة مشعة ، وقد ترك كل من القلف والخشب متصلين . حقن السلفور (^{32}P) إلى نصل الورقة التي تقع فوق المنطقة المفصولة مباشرة من الساق - بعد ساعة تم تحليل شرائح للكشف عن ^{32}P . أنظر النتائج في جدول ٦ - ٣ .

جدول ٦ - ٣ : نتائج التجربة التي شرحنا في شكل ٦ - ١٧ ، كمية ^{32}P التي قدوت في كل قطاع بالمجرام .

Source: From G. Steward and J. Munkin, 1946. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. Am. J. Bot. 31:68.

الوقت	الوقت ١٢ ساعة		الوقت ٢٤ ساعة	
	كاف	عطب	كاف	عطب
A		1.11		
I	0.485	0.100	0.444	
C		0.610		
S1	0.354	0.064	0.160	0.055
S2	0.332	0.004	0.103	0.063
S3	0.592	0.000	0.055	0.018
S4	0.228	0.004	0.026	0.007
B		0.653	0.152	

غير منفصلين . كلاً من النسيجين يشتركان في نقل الأملاح المعدنية إلى أعلى والتي تتحرك من الورقة .

ويبدو من ذلك حدوث حركة ثنائية الجوانب للأملاح في نسيج اللحاء والتي يعتقد أنها حركة تلقائية في كلا الجانبين في نفس الأنابيب الغربالية . إلا أن كرافتس (14) Crafts قد اقترح أن تحرك المواد المذابة (غير عضوية وعضوية) الخارجة من الورقة ربما تحدث في قناتين مختلفتين من اللحاء ، إحداها في اتجاه القمة والأخرى في اتجاه القاعدة من النبات . والدلائل على التحرك الثاني في نفس القنوات أو التحرك الثاني في قنوات منفصلة موجودة إلا أنه من الصعب الآن الحكم على صحة إحدى هاتين النظريتين .

تحرك الأملاح الخارجة من الأوراق Outward movement of Salts from leaves

في دراسات على التغذية المعدنية للأوراق للنباتات متساقطة الأوراق قد تبين أنه قبل تساقط الأوراق مباشرة يحدث تحرك للعناصر المغذية خارج الأوراق ، ومن بين هذه العناصر التي تتحرك خارجة من الأوراق النتروجين ، والبوتاسيوم ، والفسفور ، والكالسيوم ، والكلورين ، وتحت ظروف خاصة يتحرك أيضاً الحديد والمنغنيز والسيليكون تلك التي تبقى في الأوراق فإنها تتضمن الكلسيوم ، والبورون والمنجنيز والسيليكون

(4) . وانسحاب العناصر المغذية من الأوراق يحدث أساسا ، عن طريق نسيج اللحاء . (أنظر شكل ٦ - ١٧ وجدول ٦ - ٣) .

ودراسة تحرك الفسفور المشع الذى أعطى للأوراق بمستويات مختلفة قد أوضح أن الفسفور من هذه الأوراق القريبة من المجموع الجذرى يتحرك في الغالب إلى أسفل إلى الجذر ، بينما الفسفور الذى يخرج من الأوراق الطرفية على النبات يتحرك في الغالب إلى أعلى في اتجاه قمة النبات (4,5) . وتحرك الأملاح المعدنية الخارجة من الأوراق الصغيرة النشطة التى ما زالت في مراحل النمو النشط في الغالب غير موجود ، وهذه الصفة تتناقص كلما تقدمت الورقة نحو النضج . والأوراق الأصغر عمراً غالباً ما تسحب المغذيات المعدنية من الأوراق الأكبر . وهذه الظاهرة أكثر ملاحظة عندما يكون هناك نقص في العناصر مثل النتروجين والفسفور السريعى التحرك في النبات حيث تظهر أعراض النقص أولاً على الأوراق السفلى .

الدوران وإعادة الاستخدام Circulation and Reutilization

الدراسة المبكرة التى قام بها مازون وماسكل Mason and Maskell (43, 44) قد اقترحت أن العناصر تؤخذ في تيار النتح حيث يتم تصديرها إلى الأوراق . أما الكميات الزائدة عن حاجة تلك الأوراق فيعاد توزيعها إلى أسفل عن طريق اللحاء . والأملاح المعدنية يمكنها أن تنتقل جانباً إلى نسيج الخشب حيث قد تنتقل إلى أعلى مرة أخرى . فعناصر مثل النتروجين والبوتاسيوم والفسفور تتحرك سريعاً في هذه الدائرة . يصعد الكلسيوم في الساق ولكنه لا يوجد في اللحاء .

وجد بيدلف Biddulph وزملاؤه (3,5) أن الفسفور عنصر متحرك بشدة في النبات وقد اقترحوا احتمال وجود التحرك الدائرى المستمر . وذرة الفسفور على سبيل المثال ، ربما تعمل دورات متعددة كاملة في النبات في اليوم الواحد (4) . ويظهر أن تحرك الفسفور أساسى لنمو النبات . فالفسفور ضرورى خاصة في تلك الدورات الأيضية مثل التمثيل الضوئى وتكوين النشا والجليكوليزس (التحول الجليكولى glycolysis) وتكوين الدهون والبروتينات وهكذا . وعلى ذلك فإن الفسفور ضرورى وأساسى في قواعد متعددة في النبات حيثما تحدث إحدى هذه العمليات . وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) وجود بركة "pool" من الفسفور في صورة تحت الاستخلام خلال النبات كله بتركيزات نسبية متجانسة .

والكبريت عنصر متحرك في النباتات ولكن بسبب إدخاله السريع في المركبات الأيضية عقب امتصاصه مباشرة وعلى ذلك فإنه لا يدور في النبات مثل الفسفور وعندما تنمى جذور الفاصوليا الكبريت المشع فإنه ينتقل بسرعة إلى أعلى في نسيج الخشب إلى الأوراق . وفى خلال ٢٤ ساعة فإن معظم الكبريت المعلوم يوجد في الأوراق الأصغر عمراً ، كما أن الأوراق الأكبر عمراً والأكثر نضجاً قد تفقد محتواها من الكبريت الذى يتحرك منها إلى الأوراق المستمرة فى نموها الحديثة (5) . ولما كان الكبريت يعتبر لإحدى مكونات البروتينات وبناء البروتين يحدث بمعدل أعلى فى الأوراق الأصغر عمراً الأكثر نشاطاً وذلك بالمقارنة بالأوراق الأكبر عمراً ، فإننا يمكن أن نرجح أن التحرك إلى الأوراق الأحدث عمراً ومسك الكبريت بالمركبات الأيضية عند هذه المواقع يكون محتملاً جداً . وقد اقترح أن الكبريت يعمل دورة كاملة قبل أن يمسك بالمركبات الأيضية (4) . وعلى ذلك فإن الكبريت متحرك في النبات ولكنه يمنع من التحرك بسرعة بالتفاعلات الأيضية . عندما يمتص الكلسيوم المشع بواسطة جذور الفاصوليا فإنه يحمل عن طريق تيار النتج إلى مختلف أجزاء النبات . إلا أن الكلسيوم غير متحرك في اللحاء ، وبمجرد دفعه بواسطة تيار النتج فإنه يظل ساكن (5) .

وتحرك الحديد قد درس بواسطة ريدسكى وبيدلف (1, 49) Rediske and Biddulph فى نباتات الفاصوليا الحمراء حيث أنه يظهر أنه يعتمد أولاً على تركيز الحديد فى أنسجة النبات وثانياً على ميسورية الفسفور ودرجة pH البيئة المغذية . عندما يكون تركيز الحديد منخفض فى أنسجة النبات فإن تحرك الحديد المحقون فى اللحاء يكون مرتفعاً ، ويقل هذا التحرك بزيادة تركيز الحديد فى الأنسجة . درجة pH ٤ فى المحلول المغذى تعطى تحرك على للحديد . ويقل هذا التحرك عندما يزداد الـ pH إلى ٧ . وقلة المحتوى الفسفورى فى المحلول المغذى تحفز تحرك الحديد . والتركيزات العالية من الفسفور فى أنسجة النبات تعيد الحديد غير المتحرك فى عروق الورقة .

فى مناقشتنا عن دورانية العناصر المعدنية فى النبات ، فقد لمسنا أربع اتجاهات للحركة إلى أعلى وإلى أسفل جانبياً وخارجياً . وحركة الأملاح إلى أعلى تحدث أساساً فى نسيج الخشب ، إلا أن بعض التحرك إلى أعلى يمكن أن يحدث أيضاً فى اللحاء . والتحرك إلى أسفل للعناصر المعدنية يأخذ طريقه فى نسيج اللحاء حيث يحدث أيضاً التحرك إلى أعلى . تحرك الأملاح فى نسيج اللحاء يمكن أن يقال عنه أنه ثنائى الاتجاه . والتحرك الجانبى يحدث بين الخشب واللحاء ويظهر أن هذا التحرك يحدث بمساعدة الكلسيوم .

وتحرك الأملاح من داخل الأوراق شائع الحدوث خاصة قبل التساقط مباشرة وتحدث في نسيج اللحاء .

وبملاحظة ما سبق ومع اعتبارنا للدلائل المؤيدة لاتجاهات النقل في النبات فيمكن أن نؤكد على أن دورات العناصر المعدنية هي ظاهرة عامة في النبات وهي ظاهرة حقيقية ومؤيدة بالمستندات التجريبية .

أسئلة

- ١ - ٦ أذكر الصور العديدة للإنتشار السلى الذى يأخذ طريقه فى النبات . هل الإنتشار السلى يؤثر تأثيراً هاماً فى تراكم الأيونات فى النباتات ؟ إشرح إيجابتك .
- ٢ - ٦ عرف المصطلحات التالية : الامتصاص النشط ، الفراغات الخارجية ، الفراغات الحرة الظاهرية - معقد الحامل والأيون .
- ٣ - ٦ إشرح بالتفصيل النموذج « الموديل » العام لفكرة الحامل . وما أهمية تنشيط الحامل ؟
- ٤ - ٦ إشرح الملاحظات التجريبية التى تؤكد فكرة الحامل والأيون .
- ٥ - ٦ إشرح نموذجين « مودلين » تاريخيين لمحاولة شرح الامتصاص النشط للأيون .
- ٦ - ٦ إشرح وبين أهمية معادلة نرنست .
- ٧ - ٦ أذكر خمس عوامل هامة رئيسية تؤثر على امتصاص الملح . إشرح التأثير الرئيسى المحتمل لكل عامل على امتصاص الملح .
- ٨ - ٦ أين يوجد شريط كاسيرى فى الجذر ؟ وكيف يعمل فى امتصاص الأيونات والماء ؟
- ٩ - ٦ إشرح الطريقة التى تمكن بها العلماء من تتبع خط سير العناصر (البوتاسيوم على سبيل المثال) خلال النبات .
- ١٠ - ٦ هل تنقل العناصر خلال اللحاء بالإضافة إلى الخشب ؟ ما الذى يعنى بدوران الملح المعدنى فى النبات ؟
- ١١ - ٦ افرج السبب الرئيسى عن سبب أن عصراً ما يمكن أن يكون عالى التحرك فى النبات والآخر لا يكون . وهل التحرك لأيون ما يعتمد على النبات أم على الأيون نفسه ؟

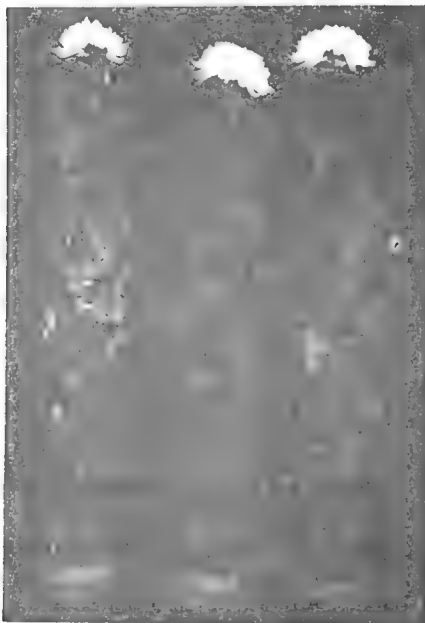
قراءات مقترحة

- Baldwin, J.P. 1975. A quantitative analysis of the factors affecting plant nutrient uptake for some soils. *J. Soil Sci.* 26:195-206.
- Carson, E.W., ed. 1974. *The Plant Root and Its Environment*. Charlottesville: University Press of Virginia.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25-46.
- Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163-207.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Russell, R.S. 1977. *Root Function and the Soil*. New York: McGraw-Hill.
- Torrey, J.G., and D.T. Clarkson, eds. 1975. *Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.
- Zimmerman, U., and J. Dainty. 1974. *Membrane Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.



وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض نقصها

Functions of Essential Mineral Elements
and Symptoms of Mineral Deficiency



نبات الأقولة ، الكريزيم ، (chrysanthemum) النامي في بيئة صناعية . على اليسار نبات أعطى محلول كامل
التغذية عدا البوتاسيوم . وعلى اليمين نبات أعطى محلول كامل التغذية عدا ذلك البوتاسيوم .

E.J.Holcomb, The Pennsylvania State University.

مهداة من:



تناولنا بالشرح في الفصلين السابقين وجود وسهولة وإمتصاص وانتقال العناصر المعدنية الأساسية ، وقد تجنبنا ذكر الدور الذى تلعبه في نمو وتكشف النبات ولم يتطرق الحديث أيضاً عن أعراض نقص تلك العناصر . ولما كانت أعراض النقص ما هى إلا نتيجة تثبيط وظيفة أساسية ناشئة عن نقص عنصر أساسى لازم لهذه الوظيفة ، لذلك فسوف نتناول بالشرح هاتين النقطتين للمغذيات المعدنية في هذا الفصل .

النتروجين Nitrogen

وظيفة النتروجين Function of Nitrogen

يدخل النتروجين في تركيب جزئى البروتين . بالإضافة إلى ذلك فإن النتروجين يدخل في تركيب تلك الجزيئات الهامة مثل البيورينات Purines والبيريميدينات Pyrimidins والبورفيرينات Porphyrins والمرافقات الإنزيمية Coenzymes . توجد البيورينات والبيريميدينات في الأحماض النووية RNA و DNA الأساسية لتمثيل البروتين ، وتوجد البورفيرينات في تلك المركبات الأيضية الهامة مثل صبغة الكلوروفيل والسيتوكرومات الأساسية لعملية التمثيل الضوئى والتنفس . أما المرافقات الإنزيمية فهي أساسية لوظائف العديد من الإنزيمات أما المركبات الأخرى المحتوية على النتروجين في النبات « مثل بعض الفيتامينات » ، مثل تلك المركبات سوف نتناولها بالشرح في العمليات الأيضية ونمو النبات ، وسوف نعطيها أهمية خاصة في الفصل التالى .

أعراض نقص النتروجين Nitrogen Deficiency Symptoms

يعتبر إصفرار الأوراق « الشحوب الأخضر » من أكثر أعراض نقص النتروجين سهولة في الملاحظة ، ويرجع ذلك إلى فقد الكلوروفيل ، وتظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق التامة النمو ، ثم يمتد ذلك إلى الأوراق العلوية الأحدث عمراً الأنشطة نمواً . ويرجع ذلك إلى قدرة النتروجين الفائقة للتحرك داخل النبات ، فالأوراق الأحدث عمراً تحتفظ بما تحتويه من نتروجين بالإضافة على ما تحصل عليه من هذا العنصر من الأوراق الأكبر عمراً . تحت ظروف نقص النتروجين الشديد فإن الأوراق السفلية سوف تجف وتصفروا في حالات متعددة سوف تتساقط وذلك لنباتات مثل الدخان والفاصوليا . وتحت تلك الظروف ، فإن الأوراق العلوية تصبح شاحبة الخضرة بوجه عام .

ومن العلامات المميزة لنقص النتروجين في بعض النباتات إنتاج صبغات خلاف الكلوروفيل . على سبيل المثال في نبات الطماطم يمكن ملاحظة لونا إرجوانياً لأعناق الأوراق وعروقها والذي يرجع إلى تكوين الأنثوسيانين anthocyanin ، كما يمكن ملاحظة تلك الظاهرة على سيقان العديد من النباتات .

لو أمدت النباتات بتركيز عالى من النتروجين فيكون لديها ميل إلى زيادة عدد خلايا الأوراق وحجمها مصحوباً بزيادة في إنتاج الأوراق (51-57) ، ويمكننا الإستنتاج من الملاحظات السابقة ومن الحقيقة في أن النتروجين مكون أساسى للبروتين ، فإن مستوى النتروجين المنخفض لابد أن يسبب نقص في تمثيل البروتين وبالتالي يسبب نقص في حجم الخلية وضعف وقلة إنقسامها ، فقد لاحظ لوتمان (46) Lutman نقص حجم خلية بشرة ورقة الدخن Millet والحنطة السوداء Buckwheat .

الفوسفور Phosphorus

وظيفة الفوسفور Function of Phosphorus

يوجد الفسفور في النبات كمكون للأحماض النووية ، والفسفوليبيدات ، والمرافقات الإنزيمية NADP,NAD وكمكون غاية في الأهمية للـ ATP ومركبات أخرى عالية الطاقة . وبالطبع يوجد الفسفور في مركبات أخرى عديدة داخل النبات ولكن تلك التي ذكرت أكثرها أهمية . يوجد الفسفور بتركيز عالى في المناطق المرستيمية للنباتات ذات النشاط النمو العالى حيث يدخل في تخليق البروتينات النووية . فعلى سبيل المثال لايدخل فقط كمكون لجزيئات البروتينات النووية ولكنه أيضاً يشترك خلال الـ ATP في تنشيط الأحماض الأمينية لتمثيل الجزء البروتينى لمثل هذه المركبات . تكون الفسفوليبيدات بجانب البروتين الأغشية الخلوية . تعتبر المرافقات الإنزيمية NADP,NAD هامة في تفاعلات « الأكسدة- الإختزال » وعبرها ينتقل الهيدروجين . وهذه العمليات النباتية الهامة مثل التمثيل الضوئى والتنفسى وتمثيل النتروجين وتمثيل الكربوهيدرات وتمثيل الأحماض الدهنية قليل من كثير التى تعتمد على تفاعل تلك المرافقات الإنزيمية . وقد تناولنا في مكان آخر من هذا الكتاب الدور الذى يلعبه الـ ATP كمركب ناقل للطاقة . أفبعد ذلك نتساءل عن أساسية الفسفور للنبات؟! .

أعراض نقص الفسفور Phosphorus Deiciency Symptoms

العديد من أعراض نقص الفسفور تتداخل مع أعراض نقص النتروجين ، لذلك فإن أعراض نقص الفسفور ليست ثابتة كما هو الحال للنتروجين . فإن نقص الفسفور ربما يسبب تساقط الأوراق غير الناضجة وتكوين صبغة الأوثيانين الأرجوانية أو الحمراء . ولا تتشابه النباتات المحرومة من النتروجين مع تلك المحرومة من الفسفور حيث قد ينتج عن نقص الفسفور مساحات تخريئة necrotic areas ميتة على الأوراق والأعناق أو الثمار كما أن لتلك النباتات مظهر متقدم وربما تتميز الأوراق بلونها الداكن إلى الأزرق المخضر ، ولسبب القابلية العالية لتحرك الفسفور في النبات وبسبب ميل الأوراق الحديثة إلى حرمان الأوراق الأكبر عمراً من العناصر المتحركة تحت ظروف الحرمان لذلك فأول ما يظهر من أعراض نقص الفسفور يظهر على الأوراق السفلية الأكبر عمراً . في بعض الأحوال ربما تتشابه أعراض نقص الزنك والفسفور ، فعلى سبيل المثال ربما يسبب نقص هذين العنصرين تشوه شكل الأوراق لبعض النباتات .

قام كل من ليون وجاركيما Lyon and Garcia (47-48) بدراسات تشريحية على ساق الطماطم التي تعاني من نقص الفسفور ، فقد وجدوا كمية كبيرة من النخاع وكمية قليلة من الأنسجة الوعائية وخلايا النخاع الوسطية متحللة والمتبقى منها كبيرة عصيرية ذات جدر رقيقة . ويتخللها مسافات بين خلوية كبيرة وخلايا الخشب واللحاء ذات جدر رقيقة وتكشف تلك الأنسجة الوعائية في أقل مستوى . وقد دلت سلسلة أبحاث إيتون Eaton (13, 14, 16) أن نقص الفسفور في عباد الشمس والخردل الأسود وفول الصويا يسبب تراكم الكربوهيدرات .

الكالسيوم Calcium

وظيفة الكالسيوم Function of Calcium

من المركبات المعروفة التي يدخل في تركيبها الكالسيوم هي بكتات الكالسيوم Calcium Pectate ، حيث تتكون الصفيحة الوسطية من بكتات الكالسيوم والمنغنسيوم ، وإزالة الكالسيوم جزئياً من الصفيحة الوسطية بواسطة الإيثيلين داي أمين تترامض الخليك ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA) (مركب مخلي) يسبب ذلك نمو غمد ريشة الشوفان (4) . وقد رجح العلماء ذلك التشجيع بأنه يرجع إلى زيادة المرونة نتيجة لإزالة ارتباط البكتات بالكالسيوم . وربما يرجع ذلك أيضاً إلى زيادة نفاذية الخلايا

التي ترجع إلى إزالة الكلسيوم .

يعتقد أن الكلسيوم هام لتكوين الأغشية الخلوية والتركيب الدهني ، فعلى سبيل المثال ملح الليسيثين Lecithin الكلسيومي « مركب دهني » ربما يدخل في تكوين أو تنظيم الأغشية الخلوية (31) ، كما أن كميات صغيرة من الكلسيوم أساسية للإنقسام الميتوزي العادي ، وفي هذا الخصوص فقد اقترح هيويت (31) Hewitt أن الكلسيوم ربما يشترك في تنظيم الكروماتين chromatin في تنظيم المغزل Spindle في الإنقسام الميتوزي . وقد ينشأ الإنقسام الميتوزي الشاذ نتيجة لتأثير نقص الكلسيوم على التركيب الكروموزومي وبنائه . هذا التجميع يرجع إلى الارتباط بين نقص الكلسيوم والشذوذ الكروموزومي (18,34,68,69) وأيضاً بالإقتراح أن جزيئات البروتينات النووية تتجمع مع بعضها بواسطة الكتيونات الثنائية (49) . قد درس الدور المحتمل للكلسيوم في تنشيط إنزيم الفسفوليبيز في أوراق الكرنب (8) . ربما يعتبر الكلسيوم منشط للإنزيم الأرجينين كينيز Arginine Kinase ، والأدينوزين ترائي فسفاتيز Adenozine triphosphatase ، والأدينيل كينيز Adenyl Kinase ، وأبيريز البطاطس Potato apyrase (50) .

وقد وجد فلوريل (20,21) Florell أن عدد الميتوكوندريا في جذور القمح تتناقص تحت ظروف نقص الكلسيوم . بل نقص الكلسيوم في نبات القطن يزيد من مستوى الكربوهيدرات في الأوراق ويقل هذا المستوى في السيقان والجذور (38) ويرجع ذلك إلى نقص إنتقال الكربوهيدرات نتيجة لنقص الكلسيوم وهذا التأثير مشابه لتلك الناشئة عن نقص البورون في النبات .

أعراض نقص الكلسيوم Calcium Deficiency Symptoms

من السهل تمييز نقص الكلسيوم ، فالمناطق المرستيمية في الساق والورقة وقمة الجندر تتأثر بشدة ثم ما تلبث أن تموت خاصة الفوات الطرفية لهذه الأعضاء ، وربما يصير الجندر قصير وغليظ وبنى اللون كما هو الحال في نقص الكلسيوم في نبات الطماطم (39) ، ويحدث الإصفرار على طول حافة الأوراق الأحدث عمراً ، وهذه المساحات عادة ما تتحول إلى مناطق نخرية ، ومن العلامات المميزة أيضاً تشوه الأوراق الأحدث عمراً مع وجود قمة خطافية لها . وأدل مظاهر نقص الكلسيوم تظهر على الأوراق الأحدث عمراً ومناطق النمو الطرفية وربما يرجع ذلك لعدم تحرك الكلسيوم في النبات .

ربما تتصلب الجندر الخلوية وتتحصّف في النباتات التي تعاني من نقص الكلسيوم

(9,39) وقد أوضحت الدراسة التي قام بها دافيز (9) Davis عن نقص الكالسيوم في الصنوبر (Pinus taeda) فقد استطالت الخلايا وتكونت الفجوات وتكشفت الخلايا في نهاية قمة المجموع الخضرى وذلك بالمقارنة بالنباتات العادية ، وهى نفس الملاحظات الأحدث التي أجريت على قمم جذور الطماطم بواسطة كالرا (39) Kalra . وقد لاحظ لوتمان (46) Lutman تكون الفجوات الخلوية في نهاية قمم جذور نباتات اللفت والحنطة السوداء المحرومة من الكالسيوم .

المغنسيوم Magnesium

وظيفة المغنسيوم Function of Magnesium

للمغنسيوم دوران هامان في العمليات الأيضية للنبات أولهما التمثيل الضوئى وأيض الكربوهيدرات ، فالمغنسيوم من مكونات جزئى الكلوروفيل ، وبدونه لا تحدث عملية التمثيل الضوئى ، كما يدخل المغنسيوم في تنشيط العديد من الإنزيمات المصاحبة لأيض الكربوهيدرات ، وفي العادة فإن الـ ATP يدخل في تلك التفاعلات (أنظر جدول ٧ - ١) . كما يعتبر المغنسيوم منشطاً لتلك الإنزيمات التي تصاحب تمثيل الحمضين النوويين (RNA, DNA) من النيوكليوتيد بولى فسفات Nucleotide Polyphosphates . وكل التفاعلات التي ذكرت من قبل في أيض الكربوهيدرات يصاحبها انتقال الفسفات وربما

جدول ٧ - ١ : بعض الإنزيمات التي تشترك في أيض الكربوهيدرات التي تحتاج إلى Mg^{2+} كمنشط .

الإنزيم

الفاعل

anase	glucose + ATP \longrightarrow glucose-6-P
kinase	fructose + ATP \longrightarrow fructose-1-P
skinese	galactose + ATP \longrightarrow galactose-1-P
nase	hexose + ATP \longrightarrow hexose-6-P
anase	glyceraldehyde + ATP \longrightarrow phosphoglyceraldehyde
olactonase	6-phosphogluconolacton \longrightarrow 6-phosphogluconate
phogluconic dehydrogenase	6-phosphogluconate \longrightarrow ribulose-5-P
opentokinase	ribulose-5-P + ATP \longrightarrow ribulose-1,5-diP
:	2-phosphoglycerate + ATP \longrightarrow phosphoenolpyruvate
: kinase	phosphoenolpyruvate + ADP \longrightarrow pyruvate
: lase	pyruvate \longrightarrow acetaldehyde
oglyceric kinase	1,3-diphosphoglycerate + ADP \longrightarrow 3-phosphoglycerate

يعمل المغنسيوم كحامل وسيط لمثل تلك المجموعة الناقلة (55). وقد اقترح كالفن Calvin (7) أن الـ ATP أو الـ ADP يرتبط بسطح الإنزيم لتكوين معقد مخلي يضم الإنزيم والمغنسيوم ومجموعة البيروفسفات. وفي حالات متعددة يحل المنتجيز جزئياً محل المغنسيوم كمنشط للنظم الإنزيمية السابقة. بالإضافة إلى ذلك فإن المغنسيوم لازم للنشاط الكامل للإنزيمات الأساسية في تثبيت CO_2 ، وهما الفسفو إينول بيروفات كربوكسيليز Phosphoenol pyruvate carboxylase، والريبولوز ١ - ٥ ثنائي الفسفات كربوكسيليز Ribulose -1-5-biphosphate carboxylase.

وظيفة أخرى للمغنسيوم لإقترحها كل من تسو، وبونيه وفينو جراد (70) Tso, Ponner and Vinograd، حيث عزلوا جسيمات ريبوزومية محتوية على RNA وبروتين والمغنسيوم من بادرات البسلة المتجانسة. ثم عاملوا تلك الجسيمات بالمركب الخليي EDTA الذي يسبب تفكك تلك الجسيمات إلى وحدات فرعية لذلك فقد إقترح هؤلاء الباحثين أن المغنسيوم يربط تلك الوحدات الفرعية مع بعضها أما المركب الخليي فإنه يسبب تفكك تلك الجسيمات بتأثيره في إزاحة أيون المغنسيوم من الجسيمات الريبوزومية، لذلك فإن المغنسيوم ربما له دوران في تمثيل البروتينات أولاً: كمنشط للنظم الإنزيمية التي تدخل في تمثيل الأحماض النووية، ثانياً: كعامل ربط هام لدقائق الريبوزومات والتي تأخذ طريقها لتمثيل البروتين.

أعراض نقص المغنسيوم Magnesium Deficiency Symptoms

حيث أن المغنسيوم أحد مكونات جزئ الكلوروفيل لذلك فإن الأعراض العامة لنقص المغنسيوم في النباتات الخضراء هو إنتشار الشحوب بين التعريقي للأوراق. ويظهر الإصفرار على الأوراق السفلى وينتشر ذلك من أوراق القاعدة إلى أوراق القمة الأصغر عمراً، وتدل هذه الظاهرة أن المغنسيوم عنصر متحرك داخل النبات ويشبه في ذلك كلاً من النتروجين والفسفور، كما يتبع الإصفرار هذا ظهور صبغة الأنثويانين في الأوراق، وربما يلي ذلك ظهور بقع غخرية في حالة النقص الشديد.

وقد قام كل من ليون وجارسيا (47,48) Lyon and Garcia بإجراء درامات تشريحية على نباتات الطماطم أمدت بكمية وفيرة من البوتاسيوم وأخرى حرمت منه، وقد نتج من هذه الدراسة أن الإمداد الوفير من المغنسيوم يسبب تثبيط تكشف اللحاء الداخلي وزيادة في حجم الخلايا البرنشيمية Parenchymatous cells الملاصقة للأندودرم endoderms، أما نقص إمداد المغنسيوم فيسبب زيادة واتساع تكشف الخلايا

الكلورانشيمية Chlorenchyma مع صغر الخلايا ومع زيادة في عيدها ومملوءه بكثافة بالبلاستيدات الخضراء ، كما لاحظ الباحثان أيضاً خلايا نخاع أصفر تحت ظروف النقص هذه .

البوتاسيوم Potassium

وظيفة البوتاسيوم Function of Potassium

يؤثر نقص البوتاسيوم على تلك العمليات مثل التنفس ، والتمثيل الضوئي وتكوين الكلوروفيل ومحتوى الأوراق من الماء . ومن أشهر وظائف البوتاسيوم دوره في فتح وغلق الثغور « أنظر الفصل الخامس » . وأكبر تركيزات البوتاسيوم توجد في المناطق المرستيمية للنبات (55) ، كما تدل تجارب ويبستر وفارنر (73, 74) Webster and Varner (75) أن البوتاسيوم منشط أساسي للإنزيمات المصاحبة في تمثيل روابط بيتيدية معينة . ويلاحظ أثناء المراحل المبكرة لنقص البوتاسيوم تراكم الكربوهيدرات في العادة وقد يرجع ذلك إلى ضعف تمثيل البروتين (16) ، لذلك فإن الهيكل الكربوني الذي يدخل عادة في تمثيل البروتين يتراكم ككربوهيدرات ، وبالإضافة إلى دوره كمنشط لتمثيل البروتين فإن البوتاسيوم أيضاً يمكن أن يعمل كمنشط للعديد من الإنزيمات التي تصاحب تمثيل الكربوهيدرات . أما السيادة القمية في العديد من النباتات فتختفى أو تكون ضعيفة تحت ظروف نقص البوتاسيوم (31) ، وقد يرجع ذلك إلى الأضرار التي تقع على البرعم الطرفي نتيجة لنقص البوتاسيوم .

أعراض نقص البوتاسيوم Potassium Deficiency Symptoms

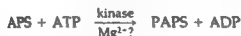
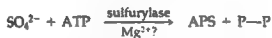
من السهل التعرف على المظاهر الخارجية لنقص البوتاسيوم على أوراق النبات ، حيث يظهر الإصفرار المبرقش أولاً ثم يعقبه تكوين مساحات نخرية على قمة وحافة الورقة ، وبسبب تحرك البوتاسيوم فإن تلك الأعراض تظهر بصفة عامة أولاً على الأوراق النامية النمو ، ويلاحظ ميل قمة الورقة في الإنحناء إلى أسفل مثل الفاصوليا الفرنسية والبطاطس فإن المنطقة الحافية تلتف داخلياً ناحية السطح العلوي (31) . وبصفة عامة فإن النباتات التي تعاني من نقص البوتاسيوم تكون قزمية النمو وذات سلاميات قصيرة ملحوظة .

ويسبب نقص البوتاسيوم في الطماطم تحلل خلايا النخاع كما ينتج أيضاً عن هذا النقص زيادة في تكشف الخلايا اليرنشيكية اللحائية الثانوية إلى أناييب غربالية وخلايا مرافقة (47-48) .

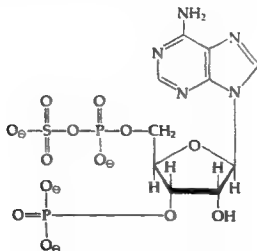
الكبريت Sulfur

وظيفة الكبريت Function of Sulfur

يختلف تركيز الكبريت اختلافاً بيناً في النباتات ، فقد يصل إلى تركيز عالى جداً كما هو الحال في نباتات جنس الخردل (التي تضم أفراد الكرنبات من العائلة الخردلية) «الصليبية» كما أوضح جلبرت (25) Gilbert . ومن أكثر وظائف الكبريت وضوحاً هو اشتراكه في تركيب البروتين في صورة الأحماض الأمينية الحاملة للكبريت وهي السيستين ، والسستين والميثيونين Cystine, Cyteine and methionine . يمتص النبات الكبريت على صورة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) ثم يحتزل عن طريق خطوة تنشيطية تشمل المركب ٣ - فسفوأدينوزين ٥ - فسفوسلفات 3-Phosphoadenosine 5-Phosphosulfate(PAPS) والـ ATP ، وهي التي شرحت لأول مرة بواسطة روبنس وليمان (62,63) Robbins and Lipnann ، والتي تتمثل في خطوتين هما : تنشيط الكبريتات بواسطة ATP وإنزيم السلفوريلاز Sulfurylase لتكوين الأدينوزين ٥ - فسفوسلفات (APS) adenosine 5-Phosphosulfate (APS) ، ثم يعقبها تحول الـ APS إلى PAPS بواسطة كينيز متخصص (3,62,63) :



وأخيراً تحتزل الكبريتات المنشطة وتدخل في تكوين السيستين والسستين والميثيونين وفي النهاية في التركيب البروتيني .



(3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate (PAPS)

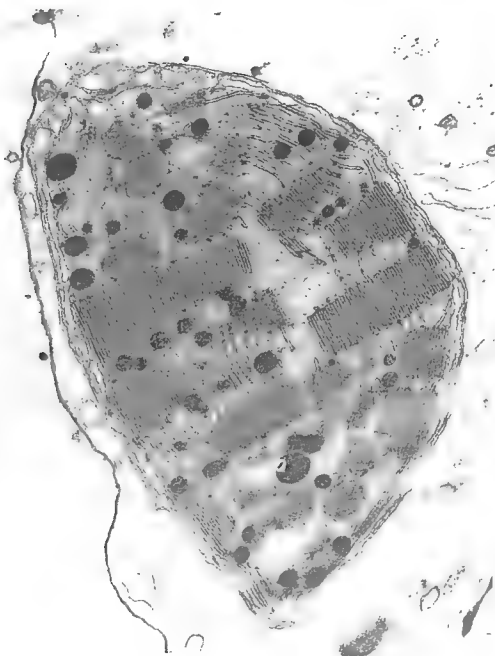
عندما نتحدث عن وظيفة الكبريت في النبات ، فلا يجب أن ننسى الفيتامينات الحاملة للكبريت « البيوتين ، والثيامين ، والمرافق الإنزيمى أ » ، وعلى ذلك فإن الكبريت يشترك في النشاط الأيضى لهذه الفيتامينات وربما يوجد أيضاً في مجموعات السلفهيدريل والتي توجد في العديد من الإنزيمات واللازمة لنشاط الإنزيم ويكون الكبريت روابط متصالبة Cross-Links في جزئ البروتين وفي إرتباط الببتيدات والروابط الهيدروجينية والتي تسبب ثبات التركيب البروتيني . وهو من مكونات ٥ - أدينوزيل - ميثيونين 5-adenosyl-methionine والهامة في التمثيل الحيوى للجنين والاسترول Ligning and Sterol ، والكبريت هام أيضاً في ح - ك بروتين Fe-S-Proteins في التمثيل الضوئى ، وأيضاً النتروجين و تمثيل الفيريدوكسين (Feredoxin) .

أعراض نقص الكبريت Sulfur Deficiency Symptoms

تشابه أعراض نقص الكبريت إلى حد ما مع أعراض نقص النتروجين ، فإن تلك النباتات التى تعاني من نقص الكبريت يظهر عليها بصفة عامة ظاهرة الإصفرار الذى يعقبه تكون صبغة الأوثيائين في بعض الأنواع (15) . والفرق بين أعراض نقص النتروجين وبين الكبريت يظهر جليا في كون ظاهرة الإصفرار هذه تظهر أولاً على الأوراق الأحدث عمراً في حالة نقص الكبريت ، وتحت ظروف نقص الكبريت الشديد قد تفقد جميع الأوراق لونها الأخضر (25) .

درست هال وزملاؤها Hall and her colleagues (29) التركيب تحت البلاستيدى لخلايا الميزوفيل mesophyll في خلايا ببات الذرة التى تعاني من نقص الكبريت فقد أظهرت تلك الدراسة أن نقص الكبريت يؤدى إلى نقص ملحوظ في صفائح الأستروما Stroma Lamellae وزيادة في تكدس الجرانات « أنظر شكل ٧ - ١ » . وقد وجدنا أيضاً زيادة في تكدس الجرانات Grana Stacking في النباتات التى تعاني من نقص النتروجين .

وفي سلسلة من الدراسات عن نقص الكبريت في الطماطم ، وعباد الشمس والخردل « المستاردة » الأسود وفول الصويا فقد وجد أيتون Eaton (10,11,12,15) تراكم كل من النشا والسكروروز والنتروجين الذائب تحت ظروف نقص الكبريت بينما قلت السكريات المختزلة عن المعتاد . وقد أستنتج أن زيادة النتروجين الذائب نتجت عن تثبيط تمثيل البروتين وزيادة النشاط التحليلي للبروتين .



شكل ٧ - ١ : صورة إلكترونية للبلاستيدات الخضراء لنبات ذرة محروم من الكبريت - لاحظ التكتل الشديد في الجرانات والإختزال الشديد في صفائح الإستروما والتكبير $\times 9,000$

عن J.D.Hall et al 1972. Plant Physiol. 50-404.

J.D.Hall, Robert Packer Hospital, Sayre, Pennsylvania

والصورة مهداة من :

الحديد Iron

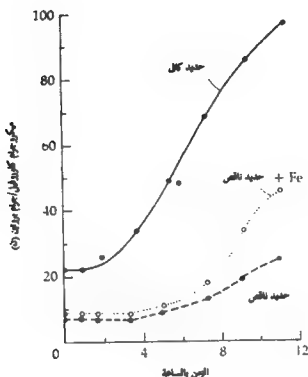
وظيفة الحديد Function of Iron

للحديد العديد من الوظائف الهامة في العمليات الأيضية للنبات ، وبالرغم من أن الحديد يؤخذ على حالة حديديك (Fe^{2+}) إلا أن الحالة النشطة أيضاً في النبات هي صورة الحديدوز (Fe^{3+}) فقد يدخل الحديد مباشرة إلى السيتوكرومات ، تلك المركبات الأساسية للإنسياب الإلكتروني في الميتوكوندريا وأيضاً إلى الفيريدوكسين Ferredoxin ، وكما سنرى فيما بعد فإن الفيريدوكسين ضروري لتفاعلات الضوء في التمثيل الضوئي . وبالرغم من أن الحديد أساسي لتمثيل الكلوروفيل إلا أن دوره الكيميائي في كل من تمثيل وتحلل الكلوروفيل مازال غامضاً (55) ، كما أن الحديد لازم لتمثيل بروتينات البلاستيدات الخضراء ، ومن المحتمل أن يصاحب الإنزيمات في تمثيل الكلوروفيل (22) ، وسوف نشرح في فصل آخر تمثيل الكلوروفيل ووجود البروتوبورفيرين - ٩ Protoporphyrin-9 كواحدة من المركبات الوسيطة في التمثيل الحيوي للكلوروفيل . هذا المركب الوسيط ربما يلعب دوراً فرعياً في التمثيل الحيوي إما للسيتوكروم أو الكلوروفيل ، ويعتمد الطريق التمثيلي على أي معدن (المغنسيوم أو الحديد) يدخل في تركيب البروفيرين (27) . فقد وجد كل من بريس وكاريل Price and Carell (60) أن إضافة الحديد إلى خلايا الأوجلينا (Euglena) المحرومة من الحديد يزيد معدل تمثيل الكلوروفيل بوضوح « أنظر شكل ٧ - ٢ » .

كما وجد أن الحديد من مكونات مختلف الفلافوبروتين « الفلافوبروتين المعدني » النشط في الأكسدة الحيوية ، كما يوجد الحديد أيضاً في حديدو - بورفيرين - بروتين ، والتي تتضمن السيتوكرومات ، البيروأكسيديزات ، والكتاليزات ، وسوف نشرح وظائف تلك الإنزيمات في جزء آخر من هذا الكتاب .

أعراض نقص الحديد Iron deficiency Symptoms

من الأعراض السهلة الملاحظة لنقص الحديد في النبات هو الشحوب الأخضر الشديد للأوراق ، والأوراق الأحدث عمراً تتأثر أكثر بهذا النقص ، وقد لا يُشاهد أي إصفرار بالمرءة على الأوراق الأكثر نضجاً ، ويرجع ذلك إلى عدم التحرك النسبي للحديد في النبات ، لذلك لا تستطيع الأوراق الأحدث عمراً أن تجذب الحديد من الأوراق الأكبر عمراً ومن المظاهر المميزة لنقص الحديد هي وجود الإصفرار بين تعريق وتُشاهد



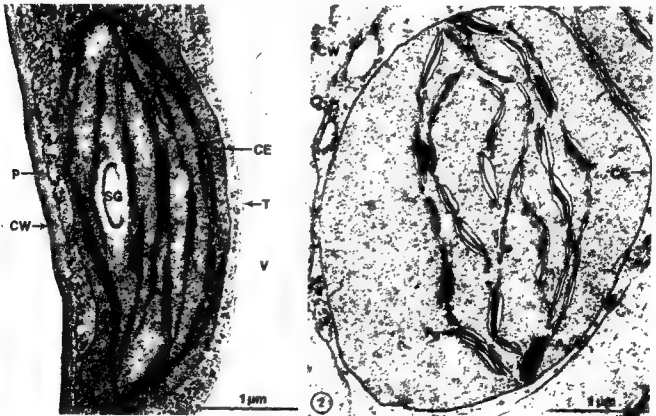
شكل ٧ - ٢ : عامل الزمن في تمثيل الكلوروفيل . فقد تمّت الخلايا تحت شدة إضاءة منخفضة (٥٠ شمعة) مع تركيز من الحديد 3×10^{-10} مول ، وحديد منخفض (1.8×10^{-9} مول) . ثم (بعد الحصاد) يعاد وضع الخلايا المحرومة بعد الحصاد في منظم فسفاقي 10^{-3} مول ودرجة أمي ألدروجيني سالب ٦.٠ مع إضافة حديد أو عدم إضافة حديد ، بتركيز 3×10^{-10} مول ، ثم تمّغن تحت شدة إضاءة عالية ، ثم أخذت العينات على فترات مختلفة لتحليل الكلوروفيل .

عن C.A. Price and E.F. Carell 1964. Plant Physiol 39: 362.

على سطح الورقة عادة دقائق شبكية من عروق خضراء منغمسة في مساحات صفراء ، والإصفرار الكلي للأوراق الأحدث عمراً يكون قليل الكثافة ، إلا أن العروق الثانوية والثلاثية ربما تصبح صفراء تحت ظروف النقص الشديد .

قد أجرى العديد من الباحثين محاولات لإيجاد العلاقة بين نقص الحديد والمحتوى الكلوروفيلي ، إلا أنهم قد حصلوا على نجاح محدود لمثل هذا اللون من الأنبحاث ، فعلى سبيل المثال فقد وجد بعض الباحثين علاقة جيدة بين الحديد والمحتوى الكلوروفيلي (36, 67, 72) ، إلا أن البعض الآخر قد وجد أن محتوى الأوراق الشاحبة من الحديد قد يساوى أو يفوق الأوراق المناظرة العادية (35, 44, 76) .

الشمس وجدا أن الارتباط الجيد ربما يدرك لو أن الحديد يمر بمعدل منتظم . إلا أنهما عندما وضعا النبات لفترة وجيزة لنقص الحديد ، ثم أمد النبات بكمية كافية من الحديد فلم يجدا أى علاقة موجودة بين الكلوروفيل والحديد ، وربما يرجع ذلك إلى استمالة إمتصاص الحديد . كما وجدا أن الاصفرار غير كامل الانعكاس في أوراق عباد الشمس . لذلك لو أن النباتات الشاحبة أعيدت إلى الإمداد العادى بالحديد فإن الأوراق الشاحبة لهذا النبات تكون لها قابلية التراكم بكمية أكبر للحديد عن تلك الموجودة تحت الظروف العادية . وقد اقترح هذان الباحثان أن نقص الحديد ربما يشبط تكوين البلاستيدات الخضراء من خلال تثبيط تمثيل البروتين وهي الحقيقة التي تشرح عدم الشفاء الكامل من الشحوب . ويبين شكل ٧ - ٣ تأثير نقص الحديد على أوراق السباخ ، ومن الواضح أن البلاستيدات تتأثر تحت ظروف نقص الحديد بالمقارنة بنباتات المقارنة العادية .



شكل ٧ - ٣ : (١) بلاستيدة خضراء خلية نسيج المزوفيل لنبات سباخ عادى أما (٢) فهي من نبات يعاني من نقص الحديد . اختصرت هي : جدار خلوي (CW) ، غلاف البلاستيدة الخضراء (CE) ، السيتوبلازم (CY) ، الجرانما (G) ، مسافة بين خلوية (IS) غشاء بلازمي (P) ، الجليوبولين البلاستيدي (P8) ، فيترفوتين (P9) ، حبيبة نشا (SG) الأستروما (S) الغشاء البلازمي الداخلى (T) فجوة عصارية (V) مـكبر ٢٠٩٠٠ .

مهداة من : R. Rafner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

المنجنيز Manganese

وظيفة المنجنيز Function of Manganese

يعتبر المنجنيز عنصر أساسي في التنفس وأيض التروجين ، وفي كلتا العمليتين فإنه يعمل كمنشط للإنزيمات . إلا أنه في بعض الحالات وخاصة في تفاعلات التنفس فيمكن أن يحل محله كتيونات أخرى ثنائية مثل Fe^{2+} , Zn^{2+} , Co^{2+} , ويعتبر المغنسيوم من أكثر البدائل التي تحمل محل المنجنيز إلا أن المنجنيز أساسي لبعض التفاعلات الأيضية في النبات ، فعلى سبيل المثال ماليك ديهيدروجينيز malic dehydrogenase « من إنزيمات دورة كريبس » يحتاج إلى المنجنيز كمنشط وإنزيم آخر من إنزيمات دورة كريبس هو أكسالوسكسينك دي كربوكسيليز Oxalosuccine decarboxylase يحتاج إلى وجود المنجنيز كمنشط ، إلا أنه في هذه الحالة ربما يستبدل المنجنيز جزئياً بالكوبلت ، ومن الدراسات الواسعة المكثفة التي أجريت على دورة كريبس فقد تبين أن المنجنيز هو المعدن الأيوبي السائد في تفاعلات هذه الدورة .

قد عرف العلماء منذ فترة أن المنجنيز يلعب دوراً هاماً في إختزال النترات (6,41,22) ، وهذا الدور قد وضح إلى حد ما ، حيث أن المنجنيز يعمل كمنشط لإنزيمات نيتريت ريدكتيز والهيدروكسي لامين ريدكتيز nitrite reductase and hydroxylamine reductase (53,64) ، حيث أن أفضلية إختيار الأمونيا عن النترات كمصدر للنيتروجين في الخلايا المحرومة من المنجنيز (55) قد أكدت ما ذكر من قبل عن دور المنجنيز ، كما يعتقد أيضاً أن المنجنيز يدخل في هدم أو أكسدة أنول ٣ - حمض الخليك indole-3-acetic acid (IAA) (الأكسين الطبيعي في النباتات) (26,41) .

أما نقص معدل التمثيل الضوئي في الطحالب في المراحل الأولى من نقص المنجنيز ، قد رجح الدور المباشر الذي يلعبه المنجنيز في عملية التمثيل الضوئي (77) ويرجح إستر وزملاؤه Eyster and Colleagues (19) حساسية الكلوروفيل للهدم الضوئي الذي يزداد تحت ظروف نقص المنجنيز والذي يؤدي بالتالي إلى الإصفرار في طحلب الكلوريل (Chlorella pyrenoidose) . فقد وجدوا أن تصاعد الأوكسجين يثبط تحت ظروف النقص ، وقد ظهر من الأبحاث على جميع النباتات الراقية وطحلب أنكسترودمس (Ankistrodesmus braunii) إن مكان نشاط المنجنيز يكون في خطوة إنتاج الأوكسجين في التمثيل الضوئي (42,43) ، والأكثر من ذلك فإن المنجنيز يدخل في انتقال الإلكترون من الماء إلى الكلوروفيل في تفاعلات الضوء للتمثيل الضوئي ، إلا أن نقص المنجنيز ربما

لا يقلل الاختزال الضوئي في التمثيل الضوئي بمفرده .

أعراض نقص المنجنيز Manganese Deficiency Symptoms

يتميز نقص المنجنيز بظهور تبقع اصفرارى أو نحري في المساحات بين التبريقية للورقة ، وربما تظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق الأحدث عمراً لبعض الأنواع ، وربما أول ما تظهر (تلك الأعراض) على الأوراق الأكبر عمراً لأنواع أخرى ، وقد يظهر نحر بنى لقلقات بنور البسلة والفاصوليا (58, 30) ، ويظهر أيضاً أن لنقص المنجنيز تأثير واضح على البلاستيدات الخضراء . فقد أوضح إيلتنج (17) Eltinge أن البلاستيدات الخضراء لأوراق الطماطم هى أول أجزاء النبات تائراً بنقص المنجنيز ، وتفقد البلاستيدات الخضراء الكلوروفيل وحبيبات النشا وتصبح خضراء مصفرة اللون وبها فجوات عصيرية وعبية (Vacuolated and granular) وفي النهاية فتحلل .

النحاس Copper

وظيفة النحاس Function of Copper

لا يوجد أدنى شك في ضرورة وجود النحاس في العمليات الأيضية الطبيعية للنبات حيث يعمل النحاس كمكون للفينوليزات ، واللكاز وأكسيديز حمض الأسكريك (Phenolases, laccase and ascorbic acid oxidase) ، ودور النحاس كجزء مكون لهذه الإنزيمات ربما تظهر أهمية وظيفة النحاس في النبات (55) . فقد أظهرت الأبحاث التي أجريت بواسطة نيش (56) Neish وجرين وماكارتي وكننج (Green, Macarthy, and King (28) . إن النحاس ربما يعمل في التمثيل الضوئي ، فقد وجد نيش على سبيل المثال أن البلاستيدات الخضراء للبرسيم (Clover) تحتوى على معظم محتوى النبات من النحاس ، وكذلك وجد لوستالوت وآخرون (45) (loustalot and Others) أن امتصاص CO_2 يقل في أشجار التنج (tung) المحرومة من النحاس وتحتوى البلاستيدات الخضراء على بروتينات بها نحاس وتسمى (البلاستوسيانين) (Plastocyanin) ، والأساسية كحاملة للإلكترون في التمثيل الضوئي وأيضاً إنزيمات البلاستيدات وخاصة الفينوليزات تحتوى على النحاس الأساسى لأداء وظيفتها .

أعراض نقص النحاس Copper Deficiency Symptoms

من أوضح أعراض نقص النحاس تلك التي توجد في مرض الطفح الجلدي ومرض الإصلاح examthema and reclamation أما مرض الطفح الجلدي الذي يظهر على أشجار الفاكهة والذي يتميز بالتصمغ «إسالة الصمغ» gummesis (gummy exudates) ، فيكون مصحوباً بظهور موت وتبقع بني على الأوراق والثمار . أما مرض الإصلاح في النجيليات فهو يظهر على تلك النباتات خاصة في الأراضي الدبالية حديثة الإصلاح ، وهذا المرض يتميز باصفرار قمم الأوراق وعجز تلك النباتات على إنتاج البنور ، ويسبب نقص النحاس نخر في قمم الأوراق الحديثة والذي يمتد إلى حواف الأوراق والذي يعطيها مظهر الذبول ، وتحت الظروف الشديدة فقد تفقد الأوراق نهائياً وقد يأخذ النبات كله مظهر الذبول .

الزنك Zinc

وظيفة الزنك Function of Zinc

ربما يدخل الزنك في التخليق الحيوي للأوكسين الباقى أندول - ٣ - حمض الخليك Indole-3-acetic acid (IAA) فقد لاحظ سكوج (66) Skoog نقص ملحوظ في المحتوى الأوكسيني لنباتات الطماطم التي تعاني من نقص الزنك كما زاد هذا المحتوى الأوكسيني عندما أمدت تلك النباتات المحرومة بالزنك ، مثل هذه الاستجابة « الزيادة والنقص في المحتوى الأوكسيني » تؤثر على مدى استجابة النبات للنمو في غياب أو وجود الزنك ، نستنتج من ذلك أن أعراض نقص الزنك تكون مصحوبة بنقص تركيز الأوكسين جزئياً . وقد دلت الأبحاث الأخيرة على أن محتوى التربوفان متوازى مع المحتوى الأوكسيني في النبات في كلتا الحالتين من نقص الزنك أو إمداد النباتات التي تعاني من نقص الزنك ، لذلك فقد استنتج العلماء أن الزنك يؤثر على المحتوى الأوكسيني من خلال اشتراكه في تمثيل التربوفان « منشأ الأوكسين » (71) . ولتأكيد هذا الاستنتاج فقد وجد ناسون (52) Nason أن نشاط إنزيم التربوفان سينثيتيز (tryptophan synthetase) يكون منخفضاً في النيوروسپيرا (Neurospora) المحرومة من الزنك . وهذا الإنزيم يساعد على تفاعل السيرين مع الأنندول لتكوين التربوفان .

يعتبر دور الزنك في الأيض الباقى كمنشط للعديد من الإنزيمات . وأول الإنزيمات المكتشفة المحتوية على الزنك هو إنزيم كربونك أنهيدريز (Carbonic anhydrase) والذي

يوجد في النباتات البحرية ولكنه شائع في الحيوانات (40) ، وهذا الإنزيم يساعد تحلل حمض الكربونيك إلى ثاني أكسيد الكربون والماء . ومن الإنزيمات الأخرى التي تحتاج إلى وجود الزنك هو إنزيم الكحول ديهيدروجينيز وإنزيمات البيريدين نيوكليوتيد ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase and pyridine nucleotide dehydrogenase (32, 54) . وتراكم الفسفور الغير عضوى في نباتات الطماطم المحرومة من الزنك يدل على أن الزنك ربما يلعب دوراً في تنشيط بعض الإنزيمات الناقلة للفسفات مثل هكسوز كينيز أو التريوزفسفات ديهيدروجينيز hexose kinase or triosephosphate dehydrogenase . ومن السمات الأخرى لنقص الزنك تراكم المركبات النتروجينية الذائبة مثل الأحماض الأمينية والأميدات (59) ، ونستنتج من هذه الملاحظة أن الزنك لا بد أن يلعب دوراً هاماً في تمثيل البروتين .

أعراض نقص الزنك Zinc Deficiency Symptoms

أولى علامات نقص الزنك ظهور الشحوب بين التعريقى للأوراق الأكبر عمراً مبتدئاً من القمة والحواف . ثم يعقب ذلك ظهور بقع نخرية بيضاء كما هو الحال في القطن (5) . ومن مظاهر نقص الزنك الواضحة وجود أوراق صغيرة وسلاميات قزمية ينتج عنها قصر وتقرم نمو النبات . ومن العلامات السهلة التمييز لنقص الزنك هو ظهور الأوراق المشوهة للنبات ، حيث تكون الأوراق أصغر في الحجم مشوه الشكل والمظهر وربما تتجمع على أفرع قصيرة حيث يعرف مظهرها هذا بظاهرة « التورد » rosettes . وفي بعض الأحيان يعرف مرض نقص الزنك على الأوراق باسم مرض الأوراق الصغيرة (little leaf) . وغياب الزنك ربما بسبب أيضاً تأثير معاكس على إنتاج البذور في الفاصوليا والبسلة وإتناء الثمار في الموالح .

البورون Boron

وظيفة البورون Function of Boron

بالرغم من أن مظاهر نقص البورون محدودة ومعروفة . إلا أن دوره في الأيض النباتي غير محدد على وجه الدقة حتى الآن . وقد أوضح جاش ودوجر Gauch and Dugger (23, 24) أن البورون يلعب دوراً في انتقال الكربوهيدرات داخل النبات ومما لفت الأنظار إلى حقيقة أن أيون البورات يكون معقد مع مركبات البوليهيدروكسى Polyhydroxy مثل السكريات . لذلك فقد اقترحوا أن السكر ينتقل بسهولة « أكثر يسراً » عبر الأغشية الخلوية كمعقد بوراني . واقترحوا اقتراح آخر هو أن أيون البورات ربما يصاحب الغشاء

الخلوى حيث يكون معقد مع السكر يسمح بمروره عبر الأغشية الخلوية وقد نفت هذان العلمان الأنظار أيضاً إلى حقيقة أن المظهر العام لنقص البورون في النبات هو موت قمم السيقان والجنذور وتساقط الأزهار ، وهى الأعضاء ذات النشاط الأيضى العالى ، لذلك فقد اقترحا أن أعراض نقص البورون هى نفسها أعراض نقص السكر ، لذلك فإن أجزاء النبات ذات النشاط الحيوى العالى تحتاج إلى كمية كبيرة من السكر لأنها هى أول ما يعانى من نقص البورون ، والنور الذى يلعبه البورون في انتقال السكر قد تم تأكيده بالفعل بتجارب استخدم فيها السكروز ذو ^{14}C المشع (65) . وقد أوضحت تلك التجارب أن امتصاص وانتقال السكر يُعاق في النباتات التى تعانى من نقص البورون ، كما أبدت تجارب التمثيل الضوئى باستخدام CO_2^{14} نظرية جاش ودوجر في أن البورون يسهل انتقال السكريات (65) ، حيث أن انتقال نواتج التمثيل الضوئى المميزة ذرياً تكون أقل بشدة في النباتات المحرومة من البورون .

وبالرغم من ظهور نظريات أخرى عن دور البورون في الأيض النباتى ، إلا أن العلماء أجمعوا بصفة عامة أن دوره ينحصر في انتقال السكر ودوره في تمثيل DNA في المرستيمات. كما أن البورون يشترك في تكشف وإغناء الخلايا ، والأبيض التروجينى ، والأخصاب ، ونشاط امتصاص الأملاح ، وتمثيل الهرمونات ، والعلاقات المائية ، وتمثيل الدهون ، وتمثيل الفوسفور ، والتمثيل الضوئى ، إلا أنه لم يؤيد بعد مثل هذا النشاط للبورون في تلك العمليات الأيضية ، لذلك فإنه يمكننا القول أن دور البورون في هذه العمليات دوراً غير مباشر من خلال تأثيره على انتقال السكر .

أعراض نقص البورون Boron Deficiency Symptoms

أول الأعراض المرئية لنقص البورون والتى تظهر بعد بضع ساعات فقط من الحرمان من البورون هى موت قمة المجموع الخضرى وذلك لحاجتها إلى تمثيل DNA . كما تموت قمم الأفرع الجانبية ، وربما تظهر الأوراق بلمس سميك نحاسى ، وفي بعض الأحيان تلتوى وتصبح قابلة للتقصف ، كما لا تتكون الأزهار ويتوقف الجذر عن النمو ، كما تتأثر أعضاء التخزين والأعضاء اللحمية تأثراً شديداً لنقص البورون ، مثل تحلل الأنسجة الداخلية مثل عفن القلب heart rot في بنجر السكر وتكون القلين الداخلى في التفاح internal cork والقلب المائى في اللفت Water Core .

المولبدنيوم Molybdenum

وظيفة المولبدنيوم Function of Molybdenum

من المعروف منذ زمن بعيد أن المولبدنيوم يلعب دوراً هاماً في تثبيت غاز النتروجين وفي تمثيل النترات ، وسوف نتناول هذا الموضوع في الفصل الثامن . الذى يشمل تمثيل النتروجين عامة .

قد لاحظ العديد من الباحثين أن نقص المولبدنيوم يؤدي دائماً إلى النقص الحاد في تركيز حمض الأسكوربيك في النبات (1,32) . وقد لفتت الأبحاث الغير منشورة لهيويت وهكلسي (31) Hewitt and Hucklesby إلى حقيقة أن البلاستيدات الخضراء يحدث بها تركيب غير منظم مع ظهور مظاهر الشكل الذليل سوطى whiptail وهو المرض الشائع لنقص المولبدنيوم . كما تدل معظم الظواهر على المولبدنيوم أنه يلعب دوراً في تمثيل الفسفور ، إلا أننا حتى الآن لا نعرف ميكانيكية عمل المولبدنيوم في تمثيل الفسفور .

أعراض نقص المولبدنيوم Molybdenum Deficiency Symptoms

ربما تبدأ الأعراض المرئية لنقص المولبدنيوم باصفرار بين وعائى « تعريقى » مبرقش على الأوراق السفلى يعقبه نخر حافى والتفاف للأوراق ، وتحت الظروف الشديدة للنقص قد تتحول المساحات المبرقشة إلى نخر. وقد تسبب ذبول الأوراق ، كما قد لا تتكون الأزهار ولو تكونت تسقط قبل عقد الثمار .

وقد عزف مرض واضح لنقص المولبدنيوم يعرف بالذليل السوطى whiptail في القرنبيط ، ويشاهد فيه أولاً تبرقش بين تعريقى وقد تتلون حواف الورقة باللون الرمادى وتكون رخوة ثم تصبح بنية اللون وتذبل أنسجة الورقة ولا يتبقى من الورقة إلا العروق التى تحوى حولها كمية قليلة من فصل الورقة ، والتى تغطى مظهر الذليل أو السوط لذلك استنبط اسم المرض من هذا المظهر .

أسئلة

- ١ - ٧ ما هي وظائف كل من العناصر الكبرى في النبات ؟
- ٢ - ٧ تؤدي إضافة كمية وفيرة من النتروجين إلى نبات البطاطس إلى إعطاء نمو خضري غزير للسيقان والأوراق ولكن ينتج عن وفرة النتروجين هذه تكون كمية من الدرنات الصغيرة الحجم . ما هو السبب المحتمل لتأثير النتروجين هذا ؟
- ٣ - ٧ لاحظ العلماء من دراساتهم لنقص العناصر في النبات ، أن النباتات التي تنمو في محاليل الأملاح المثالية والتي ينقصها عنصر واحد ، أن مظاهر نقص العنصر أعلى بكثير عن تلك التي تنمو في ماء نقي . إشرح السبب المعقول لهذه الظاهرة ؟
- ٤ - ٧ عادة ما يتميز نقص المغنسيوم بالشحوب الأخضر . ونقص معدل عملية التمثيل الضوئي . ما هو السبب في ظهور تلك الأعراض ؟
- ٥ - ٧ من أعراض نقص الزنك تشوه شكل الأوراق وتكدسها في الشكل المتورد . ما هو السبب المحتمل لأعراض النقص هذه ؟
- ٦ - ٧ ما هو التغير الذي يحدث في البلاستيدات الخضراء نتيجة لنقص الحديد ؟
- ٧ - ٧ تشابه أعراض العديد من العناصر الغذائية الأساسية على العديد من النباتات ، إشرح كيف يمكن للعلماء تحديد نقص عنصر محدد وكيف يمكنهم معالجة هذا النقص في المحاصيل الحقلية ؟
- ٨ - ٧ كيف يمكن تحديد الفرق بين أعراض نقص العناصر والإصابة بالآفات ؟
- ٩ - ٧ كيف يمكن للعلماء تحديد أن النبات يعاني من نقص عنصر ما وليس إلى التسمم الذي يعود إلى زيادة هذا العنصر ؟
- ١٠ - ٧ أذكر عدد من المحاصيل التي يمكن لها النمو دون الحاجة إلى إضافة النتروجين .

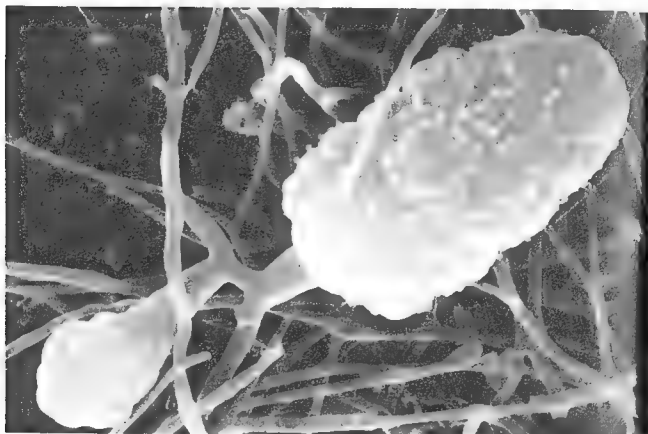
قراءات مقترحة

- Chapin, F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition*. London: English Universities Press.
- Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Sprague, H.B., ed. 1964. *Hunger Signs in Crops*, 3rd ed. New York: McKay.
- Wallace, T. 1961. *The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants*, 3rd ed. New York: Chemical Publishing.
- Witham, F.H., D.F. Blaydes, and R.M. Devlin. 1971. *Experiments in Plant Physiology*. New York: Van Nostrand.



أيض النتروجين

NITROGEN METABOLISM



صورة دقيقة إلكترونية مجسمة للأكتينوميست *actinomycete* عُزلت بواسطة السكروز المكثف النجزي من عقدة جلدية متهبة للنتروجين ثم زُرعت في المعمل .

وأعد طبعها بعد مواظفة © 1976 Copyright © 1976 D. Baker, J.G. Torrey, and G.H. Kidd. Nature 281: 76-
Macmillan Journals Limited Photo courtesy of D. Baker and E. Selig.



سوف نفرد فصلاً كاملاً لشرح الأيض النتروجيني ، ولا يكفي فصل لهذا الغرض وذلك لأهمية وتعقيد هذا الموضوع ، فالنتروجين هو أكثر العناصر انتشاراً في الكائنات الحية بعد الكربون والهيدروجين والأوكسجين ، وهو مكون لتلك المركبات الأساسية مثل البروتينات ، والأحماض النووية وبعض منظمات النمو النباتية الطبيعية وفي العديد من الفيتامينات والمركبات الأخرى ، كما يدخل في معظم التفاعلات الفسيوكيموحيوية التي تعطى وتشمل الحياة .

بالرغم من الكمية الكبيرة من النتروجين التي توجد في النبات وأهمية هذا العنصر في تركيب وأيض النبات ، وحاجة النبات المستمرة للإمداد بالنتروجين النشط إلا أن طبيعته متقلبة . وحيث إن النتروجين يمثل ٨٠٪ من الغلاف الجوي الغازي للأرض ، لذلك فيمكن القول أن عالم النباتات مطمور في محيط من النتروجين ، إلا أن هذا النتروجين في هذه الصورة الجزيئية غير ميسور لمعظم النباتات . وفي الحقيقة فإن النتروجين يعتبر واحداً من أهم العناصر التكوينية للمركبات ، ويتطلب درجة حرارة وضغط مرتفعان لكي يتفاعل مع عناصر أو مركبات أخرى بالرغم من أن بعض صور النتروجين المركب أو المثبت ربما تدخل التربة بدون تدخل من الكائنات الحية « مثال ذلك أكسيد النتروجين الناتج من الشحنات الكهربائية للبرق » إلا أن الكمية العظمى تثبت من خلال كائنات التربة الدقيقة . ما هي صور النتروجين الميسرة أو المتاحة للنبات ، وكيف يتحول نتروجين الغلاف الجوي أو النيتروجين الجزيئي إلى هذه الصور ؟ فعلى الصفحات التالية سوف نتناول بالشرح صور وامتصاص النتروجين الميسر للنبات ، واتحاد النيتروجين المختزل مع الأحماض الكيتونية لتكوين الأحماض الأمينية ، وتمثيل البروتين ، وفي النهاية تحليل البروتين والأحماض الأمينية .

التغذية النتروجينية Nitrogen Nutrition

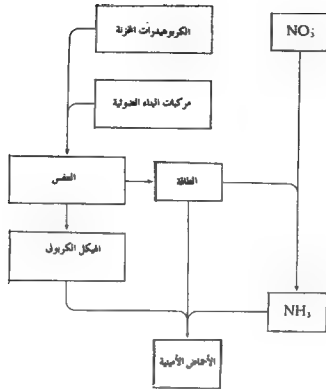
باستثناء تلك الكائنات الدقيقة التي تثبت النتروجين الجزيئي فإن النباتات تمتص النتروجين في الصورة المثبتة من التربة . ويمكن تقسم صور النتروجين الميسرة للنبات إلى المجموعات الأربع التالية : النتروجين التراتقي nitrate nitrogen - النتروجين الأمونيومي ammonia nitrogen النتروجين الجزيئي molecular nitrogen . وبالرغم من أن معظم النباتات تستفيع من الصورة التراتقية ، إلا أن العديد من النباتات تستطيع تمثيل الصورة الأمونيومية وصور معينة من النتروجين العضوي . أما الاستفادة بالنتروجين الجزيئي فينحصر مع تلك المجموعات القليلة من الكائنات النباتية الأولية والتي تتضمن

أنواع معينة من البكتريا الحرة (الطليقة) مثل الآزوتوباكتر (Azotobacter) والكليستريدم (Clostridium) والطحالب الخضراء المزرقة Blue- green algae (مثل الأنابينا (Anabaena) والنوستوك (Nostoc) . إلا أنه يجدر الإشارة هنا أن قائمة الأنواع النباتية التي تستطيع تمثيل النروجين الجزئى تزداد يوماً بعد يوم .

النروجين الترقاق والأمونيومى Nitrate and Ammonia Nitrogen

تتمتع معظم جذور النباتات الراقية النروجين من التربة على الصورة النترائية (NO_3^-) ، إلا أن هذه الصورة من النروجين لا يمكن استخدامها مباشرة بواسطة النبات ولكن لابد من اختزالها إلى الأمونيا قبل اتحادها لتكوين المركبات النروجينية النباتية ، ويلزم لاختزال النترات إلى الأمونيا طاقة التنفس ، لذلك فإن كربوهيدرات النبات لا تدخل فقط في الهيكل الكربوى لتمثيل الأمونيا ولكنها أيضا تتحلل أثناء التنفس لانطلاق الطاقة اللازمة لاختزال النترات (42, 5) . وقد لاحظ العديد من الباحثين أنه تحت ظروف الاختزال الشديد للنترات وتمثيلها أثناء الإطلام فإن مستوى الكربوهيدرات في النبات يقل بدرجة كبيرة ، أما النقص في مستوى الكربوهيدرات تحت هذه الظروف في الضوء لا يكون مؤثراً وذلك بسبب التعويض الناتج من عملية التمثيل الضوى . يوضح شكل ٨ - ١ العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات واختزال النترات وتمثيلها .

أول خطوات اختزال النترات هو تحويلها إلى النيتريت (NO_2^-) ، وقد حدد العلماء هذه الحقيقة باستخلاص النيتريت من الأنسجة النباتية وأيضاً باستخلاص إنزيم نترات ريدكتيز nitrate reductase من أوراق فول الصويا والنيوروسيرا Neurospora « جنس من الفطريات التي تسبب العفن » (25, 12) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن التحضيرات الإنزيمية من النيوروسيرا وأوراق فول الصويا والطحالب الخضراء المزرقة - الأنابينا الاسطوانية (Anabaena cylindrica) يظهر أنها تحتوى على إنزيم نيتريت ريدكتيز nitrite reductase ، هذا الإنزيم الذى يساعد في اختزال النيتريت إلى الأمونيا (36, 25) ، ولما كان يلزم لتكوين النيتريت من النترات انتقال الكترونين إلى النترات فقد اعتقد العلماء في بادئ الأمر أن مركب الهيبونيتريت hyponitrite (HNO) يتكون كمركب وسيط عند انتقال الإلكترون ، إلا أن بعض الآراء الأخرى تقترح عدم تكون الهيبونيتريت في الأنسجة النباتية وذلك لعدم ثباته الشديد والذي يسبب تحوله السريع بمجرد تكونه إلى

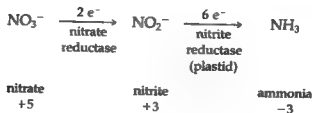


شكل ٨ - ١ : يوضح العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات وإختزال النترات وتغليها .

مركبات أخرى (43) ، إلا أنه من الواضح الآن أن الهيبونيتريت لا يكون الوسيط في اختزال N_2 (23) .

كما يعتقد البعض أن مركباً آخر هو الهيدروكسيلامين hydroxylamine (NH_2OH) هو الوسيط في السلسلة بين التحول التتالي إلى الأمونيوم ، إلا أنه قد تجمع ملاحظات استبعدت هذا المركب أيضاً كمركب وسيط في اختزال النترات إلى أمونيا (23) ، لذلك فالرأي السائد أن التفاعلات تسير كمايلي :

« رقم التأكسد لكل مركب قد كتب تحت اسم الرمز لذلك المركب »



وبسبب الانتشار الواسع للمركبات الوسيطة السابقة في النبات وتحديد الإنزيمات في مختلف الأنسجة النباتية التي تساعد على الاختزال ، فإن هذا التابع الغير عضوى يظهر السلسلة الهامة لاختزال النترات في النبات ، إلا أننا ما زلنا نحتاج إلى تحديد أن النتروجين لا بد أن يختزل إلى الأمونيا من عدمه قبل تفاعله مع المركبات العضوية في النبات .

لو افترضنا أن النترات لا بد أن تختزل إلى الأمونيا قبل دخول النتروجين في النظام الأيضى ، لذلك فلا بد أن نلاحظ التمثيل السريع للنتروجين عندما تحمل الأمونيا كمصدر للنتروجين محل النترات في تغذية النبات ، فقد لاحظ الباحثون أن تمثيل الأمونيا يكون سريعاً بالمقارنة إلى تمثيل النترات . فالنباتات الغنية المحتوية على الإمداد الكافى من الكربوهيدرات التنفسية تُدخل النتروجين الأمونيومى في النظام الأيضى بسرعة كبيرة حتى خلال تلك الفترات التي يمتص فيها النتروجين بكميات كبيرة لدرجة أن آثار قليلة جداً من الأمونيا الحرة يمكن أن توجد في الأنسجة النباتية (38) . وبالعكس فإن كميات النترات الحرة تكون عالية نسبياً في الأنسجة النباتية . ومع اختزال النترات وتمثيلها فإن تمثيل الأمونيا يعتمد جزئياً على الحالة الكربوهيدراتية للنبات . وبسبب سرعة تمثيل الأمونيا ، فإن الإمداد الكربوهيدراتى لتلك النباتات التي تستخدم الأمونيا كمصدر وحيد للنتروجين يحدث به إفتقار شديد لدرجة منخفضة جداً ضارة بالنبات (26, 28, 40) ، فعلى سبيل المثال في نبات الطماطم ربما يحدث تكوين نباتات رخوة وعصارية وغير مشمرة وذات نمو خضرى غزير عندما يحدث نضوب للكربوهيدرات .

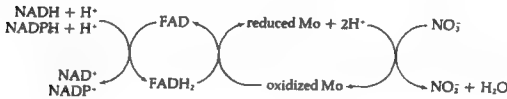
إنزيمات إختزال النترات والنيتريت Nitrate and Nitrite Reductases

ليس في مجال هذا الكتاب شرح النشاط الإنزيمى المصاحب لكل خطوة من خطوات اختزال النترات ، وبما أن كمية المعلومات التي تجمعت واتيحت حول إنزيمات اختزال النترات والنيتريت لذلك فسوف نشرح بإيجاز شديد طبيعة هذه الإنزيمات والعوامل المساعدة التي تشترك في التفاعلات وتساعدنا .

يعتبر إنزيم إختزال النترات nitrate reductase من الفلافوبروتين المعدنى metalloflavoprotein والذي يساعد في اختزال النترات إلى النيتريت ، وقد عزل في صورة نقية جداً (25, 12) ، ويتضمن النظام الإنزيمى نيوكليتيدي البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide (NADPH or NADH) كإغ للإليكترون ، والفلافين أدينين داي نيوكليتيدي (FAD) flavin adenine dinucleotide ، والمولبدنيوم

molybdenum . تعبر الإلكترونات من البيريدين نيوكليوتيد إلى FAD حيث ينتج الـ FAD المختزل ($FADH_2$) (سوف نشرح هذه المرافقات الإنزيمية وانتقال الإلكترون في الفصول التالية) ، ثم تعبر الإلكترونات بعد ذلك من $FADH_2$ إلى المولبدنيوم المؤكسد لينتج المولبدنيوم المختزل ، حيث تنتقل منه الإلكترونات إلى النترات التي تختزل إلى النيتريت (أنظر شكل ٨ - ٢) (26) .

يعتبر إنزيم اختزال النترات من الإنزيمات المستحثة inducible enzyme ، والإنزيم المستحث يمكن تمييزه عن الإنزيم التكويني Constitutive enzyme الذي يوجد دائماً داخل الكائن ، بكونه في هذه الحالة لا يظهر إلا في وجود مادة تفاعله الخاصة أو مادة استحثاثه inducer ، ومادة الاستحثاث لتكوين إنزيم اختزال النترات nitrate reductase ربما تكون النترات في بعض الأنظمة وخاصة تلك التحضيرات الإنزيمية من النباتات الراقية ، والبيانات في شكل ٨ - ٣ توضح هذه النقطة ، بينما في الطحالب والنباتات الأخرى فإن مادة الاستحثاث غير واضحة وتحتاج إلى دراسات مكثفة .

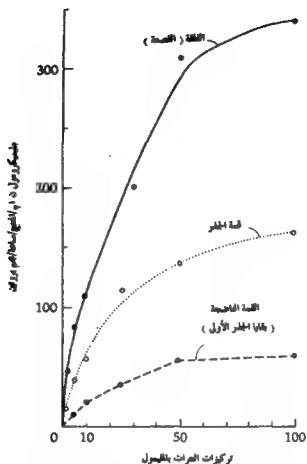


شكل ٨ - ٢ : سلسلة تتابع انتقال الإلكترون في اختزال النترات بمساعدة إنزيم اختزال النترات nitrate reductase . عن : D.J.D. Nicholas and A. Nason. 1955. Plant Physiol. 30: 135

تأثير الضوء و CO_2 والكلسيوم على إنزيم اختزال النترات

Effect of Light, CO_2 , and Calcium on Nitrate Reductase

يعتبر وجود عوامل أخرى مثل الضوء و CO_2 والكلسيوم هامة أيضاً في تكوين إنزيم اختزال النترات ، فقد أوضحت العديد من الدراسات أنه بالرغم من تكوين هذا الإنزيم في بعض الحالات النادرة في الظلام ، إلا أن التخليق العالى لهذا الإنزيم يأخذ طريقه عندما تتعرض النباتات للضوء (20, 15, 6) . ففى الحقيقة قد بين ييفرس وزملاؤه (Beever and his Colleagus 6) ، باستخدام بادرات النرة وفلقات الفجل أن تخليق



شكل ٨ - ٣ : تأثير الترات على مستوى إنزيم إختزال الترات في بادرات الذرة . عن W.Wallace, 1973.

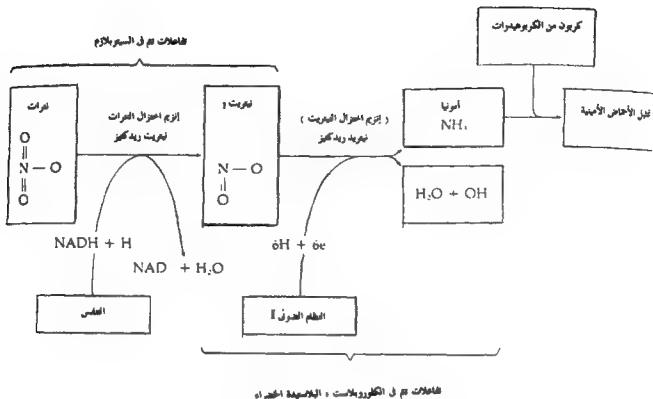
Plant Physiol. 52:191.

إنزيم اختزال الترات يزداد بزيادة الكثافة الضوئية ، ويعتقد بعض الباحثين (20) أن الحاجة للضوء تنصب فقط على احتياجات النشاط الضوئي التمثيلي في تخليق هذا الإنزيم ، وقد تأكد هذا الافتراض بما وجد من عدم تكوين هذا الإنزيم عندما أضيئت أوراق البيريللا (Perilla) المحتوية على الترات في جو خالي من CO_2 (20) . يمكن استمالة تنشيط إنزيم اختزال الترات في الظلام في الأوراق الخضراء التي أمدت بالترات ، ولكن الإنزيم يبدأ في الاختفاء بعد حوالي ١٢ ساعة بدون ضوء (41) . وتدل هذه الحقيقة أن دور الضوء في استحداث إنزيم اختزال الترات هو الإمداد بالمرَكبات الضوء بنائية اللازمة لإنتاج الطاقة (5) . ولتأكيد تلك النظرية ، فقد لاحظ ترافز وكى (42) Travis and Key زيادة نشاط إنزيم اختزال الترات في المجموع الخضري لبادرات ذرة عمرها من ٣ إلى ٥ أيام نامية في الظلام وأمدت صناعيا بالجلوكوز . ربما أن النظام الضوئي ١ من التمثيل

الضوئي ضروري لاختزال النترات حيث أن هذه العملية تشجع اختزال $NADP^+$.

وجد بيلسون وهاربر (29) Paulsen and Harper أن نقص الكالسيوم في بادرات القمح (قمح الخبز العادي *Triticum aestivum*) يؤدي عادة إلى تراكم كمية كبيرة من النيتريت وهذا يسبب تثبيط تمثيل إنزيم اختزال النترات ، لذلك فقد اقترحا هذان العالمان أن تراكم النيتريت لا يرجع إلى أى تأثير لنقص الكالسيوم على إنزيم اختزال النيتريت ولكنه يرجع إلى منع العبور بين الخلولى للنيتريت المتسبب عن هذا النقص . وكما يوجد إنزيم اختزال النترات في السيتوبلازم ، بينما يسكن إنزيم اختزال النيتريت في البلاستيدات الخضراء (32) . ويعتبر الكالسيوم من العوامل اللازمة والمكملة وظيفياً لأغشية خلايا النبات (10) . ومع الأخذ في الاعتبار مكان وجود إنزيم اختزال النيتريت وتأثير الكالسيوم على الأغشية الخلوية النباتية يمكننا التكهن بعدم تحرك وانتقال النيتريت داخل الخلية إلى البلاستيدات الخضراء في تلك النباتات التي تعاني من نقص الكالسيوم . وتثبيط التحرك هذا يمكن أن يسبب تراكم النيتريت في السيتوبلازم والذي يعنى أيضاً تثبيط تمثيل إنزيم اختزال النترات *nitrate reductase* .

قد تم عزل إنزيمات اختزال النيتريت من كل من الأنسجة الخضراء حيث تسكن تلك الإنزيمات البلاستيدات الخضراء ، وأيضاً من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية مثل جنود الطماطم والشعير وفلقات الذرة *Corn scutella* (8,32,33) وتعمل إنزيمات اختزال النيتريت البلاستيدى مع الفيريدوكسين المختزل *reduced ferredoxin* ، $NADH$ أو $NADPH$ كإغاثات للإلكترونات ، أما تلك الإنزيمات الإختزالية من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية لا تستطيع اكتساب الإلكترونات مباشرة من نيوكليتييدات الريدن المختزلة *reduced pyridine nucleotides* (8) . وبالعكس فإن إنزيم إختزال النيتريت لبكتريا القولون المعروفة بالإشرشيا (*Escherichia coli*) تكتسب الإلكترونات مباشرة من نيوكليتييدات الريدن المختزلة وبهذا الأسلوب فهي تشابه في ذلك إنزيمات إختزال النيتريت البلاستيدى (21,22) . ال ATP والنحاس أو الحديد أو الإثنين معاً يمكنها أيضاً أن تشارك في نشاط إنزيم إختزال النيتريت .



شكل ٨ - ٤ : رسم تخطيطي عام يوضح اختزال النترات والنيتريت .

شكل ٨ - ٤ يمثل تخطيط عام لعملية اختزال النترات ، وبالرغم من أن هذا التخطيط يوضح واحدة من أكبر الميكانيكيات شيوعاً في النباتات الخضراء إلا أنه بدون شك يوجد استثناءات .

يحتوي إنزيم اختزال النترات على البروتين الفلافيني (FAD) Flavin Protein والمولبدنوم والتي تعمل كحاملات للإلكترون من NADH_2 إلى أوكسيجين NO_3^- . وبالرغم من أن الـ NADH_2 يعتبر المانح العادي للإلكترون في بعض النباتات ، إلا أن بعض المانحات الأخرى مثل FADH_2 و FMNH_2 و NADPH_2 يمكنها أن تقوم هي الأخرى كمانحات للإلكترون بالتالي (23) .

ويعتبر أيضاً إنزيم إختزال النيتريت (نيتريت ريدكتاز nitrite reductase) من الفلافوبروتين المعدني metalloflavoprotein . المركبات الوسطية « أو المرحلة » بين NH_3 و NO_2 فيعتقد أخيراً ارتباطها مع الإنزيم وقد اقترح مورفي وآخرين (24) Murphy and others أن إنزيم إختزال النيتريت ما هو إلا بروتين مفرد والذي يساعد إختزال NO_2 إلى NH_3 مباشرة من مختزلات النظام الضوئي I « أنظر الفصل الثالث عشر لشرح هذا النظام » . ربما يعمل الفريدوكسين المختزل reduced ferredoxin أو

نيوكليوتيدات البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide كإنحاث للإلكترونات
لاختزال النيتريت كما يظهر أن الـ ATP ضروري للتنشيط .

النتروجين العضوى Organic Nitrogen

العديد من النباتات قادرة على إستخدام النتروجين العضوى بجانب النتروجين الغير
عضوى كمصدر للنتروجين اللازم للنمو . فالعديد من الأحماض الأمينية والأميدات
يمكن أن تزود النبات بإحتياجاته من النتروجين الميسر للنمو . كما تعتبر اليوريا مصدراً
جيداً للنتروجين العضوى . هذه المركبات هى المصادر الأساسية العضوية الوحيدة
التي يمكنها إمداد النبات بإحتياجاته من النتروجين بالكميات التي يحتاجها لنموه الطبيعي
مع بعض الاستثناءات القليلة جداً . ومعظم نتروجين التربة يكون مرتبطاً على الصورة
العضوية أساساً كبروتين . وينتج عن انحلال البروتين الأحماض الأمينية الحرة ، وإما أن
تتأكسد تلك الأحماض الأمينية ويصبح نتروجينها على صورة أمونيا والتي تتأكسد
بدورها إلى النترات قبل امتصاصها بواسطة النبات . أو أن الأحماض الأمينية ربما
تستخدم مباشرة بواسطة النبات ، فالعديد من كائنات التربة الدقيقة يمكنها تمثيل
الأحماض الأمينية وتنافس النباتات الراقية على هذا المصدر من النتروجين .

لم يلق تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة النباتات الكاملة الإهتمام الكافي من العلماء ، إلا
أن الإهتمام إنصب بدرجة أساسية على تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة الأنسجة النباتية
التي تنمو في مزارع الأنسجة المعقمة . وقد دلت الأبحاث المبكرة التي قام بها وايت
White (48) أن أحماض أمينية معينة يمكن أن تعمل كمصدر للنتروجين لمجنور الطماطم
المقطوعة . منذ تلك التجارب الرائدة لوايت فقد ثبت أن الأحماض الأمينية يمكنها أن
تمتص بواسطة مختلف الأنسجة النباتية .

قد ثبت أن رش اليوريا $\text{NH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{NH}_2$ على الأوراق هى الطريقة الفعالة لعلاج نقص
النتروجين في العديد من النباتات (19) . ويعتقد أن أول خطوات الإستفادة من اليوريا
هو التحلل المائى السريع بواسطة إنزيم اليوريز Urease لتنتج الأمونيا وثانى أكسيد
الكربون (27) :



اقترح العديد من الباحثين أن اليوريا يمكن في بعض الحالات تمثيلها مباشرة دون تحليلها مائياً إلى الأمونيا وثاني أكسيد الكربون . والطريق الوحيد المحتمل في اتحاد جزئىء اليوريا هو اندماجه مع الأورنيثين ornithine (حمض أمينى) لتكوين الحمض الأمينى الأرجينين arginine (46, 17, 7) ، إلا أن الملاحظات المقنعة لهذا الطريق لم تثبت بعد .

التبروجين الجزيئى Molecular Nitrogen

إلى حد بعيد ، فإن معظم الإمداد الوفير من التبروجين يوجد في القشرة الأرضية والصخور والرسوبات (من ١٧,٥ إلى ١٨,٤ × ١٠^{١٥} طن) أما الإحتياطى الكبير الذى يقع في المرتبة الثانية للتبروجين الجزيئى (N₂) فيوجد في الغلاف الجوى (من ٣,٥ إلى ٤,٠ × ١٠^{١٥} طن) . وبالرغم من هذه الكمية الهائلة من التبروجين الجزيئى في الطبيعة إلا أن نسبة قليلة من النباتات تستطيع تثبيت أو تمثيل هذا الإمداد الوفير من التبروجين ، وهذه النباتات دنيئة التركيب ، مثل مجموعة معينة من البكتريا والطحالب الخضراء المزرققة . وبالرغم من أن النباتات الراقية لاتستطيع الإستفادة من التبروجين الجزيئى بطريقة مباشرة ، إلا أن بعضها يستطيع الإستفادة بطريقة غير مباشرة من خلال وساطة الكائنات الدقيقة في التربة . قبل إمكان إستخدام التبروجين الجزيئى « N₂ » أو تبروجين الغلاف الجوى « بواسطة معظم النباتات فلا بد من تحويله إلى النترات (NO₃⁻) ، والأمونيا (NH₃) أو الأمونيوم -NH₄⁺ الصورة الكيتونية للأمونيا (NO₃⁻) يتم تحويل CO₂ إلى NH₄⁺ لتكافلياً وتعرف هذه الحالة بتثبيت التبروجين لتكافلياً (asymbiotic nitrogen fixation) أو تثبيت التبروجين بما يسمى الكائنات الحية الحرة - أو الكائنات التى لاترتبط مع غيرها . كما يمكن أن يتحول التبروجين الجزيئى إلى الأحماض الأمينية بواسطة تكافلية تثبيت التبروجين Symbiotic nitrogen fixation « تثبيت التبروجين بواسطة الكائنات الحية المرتبطة تكافلياً مع بعضها » . لذلك فإن N₂ يصبح ميسوراً للنبات بتثبيت التبروجين ، وهذه العملية ماهى إلا إختزال N₂ إلى NH₄⁺ وتحدث هذه العملية دائماً بواسطة الكائنات الدقيقة الأولية Prokaryotic organism .

تثبيت التبروجين لا تكافلياً Asymbiotic Nitrogen Fixation

عُرف تثبيت التبروجين بواسطة الكائنات الحية في النصف الأخير من القرن التاسع عشر . فقد تمكن جودن (Jodin) سنة ١٨٦٢ من ملاحظة فقد للتبروجين الجوى والأكسجين في نظام مغلق يحتوى على محلول غير معقم ومصدر للكربون . قد لاحظ

بيرثلوت (Berthelot) عام ١٨٨٥ أن النتروجين المثبت في عينة من التربة الغير معقمة يمكن تقديره بالتحليل الكيميائي وهذا التثبيت يزداد بمرور الوقت . وبالرغم مما تقدم فإن الفضل الأول يرجع إلى وينجرادسكى Winogradsky سنة ١٨٩٤ الذى تمكن من عزل البكتريا اللاهوائية المثبتة للنتروجين الجزئى ومشاهدتها والمعروفة بإسم الكلوستريديم (*Clostridium pastorianum*) .

في عام ١٩٠١ تمكن العالم بيجرينك Beijerinck من عزل إثنين من الكائنات الدقيقة الحرة المثبتة للنتروجين وهما (*Azotobacter chroococcum*) و (*Azotobacter agile*) وهما من البكتريا الهوائية . ومنذ ذلك التاريخ فقد وجدت العديد من الأنواع التابعة للآزوتوباكتر والمثبتة للنتروجين . ويمكن أيضاً أن يثبت النتروجين الحر بواسطة عدد كبير من الطحالب الخضراء المزرققة . وسوف نشرح باختصار الاحتياجات والمثبطات والكيمياء الحيوية لتثبيت النتروجين الجزئى .

الظروف البيئية اللازمة لتثبيت النتروجين

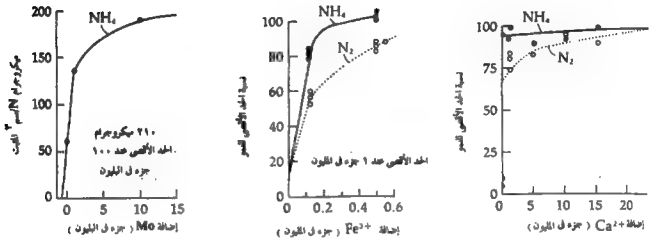
Environmental conditions necessary for nitrogen fixation :

لا تحتاج عملية تثبيت النتروجين إلى إحتياجات خاصة بالكائن الحى المثبت للنتروجين سوى الظروف البيئية اللازمة للنمو الجيد للكائن المثبت للنتروجين ، باستثناء إحتمال واحد فقط اللهم إلا الإحتياجات إلى تلك الكميات من العناصر المعدنية اللازمة لزيادة تثبيت النتروجين . وقد أجمع العديد من الباحثين أنه من الثابت الآن أن عناصر المولبدنيوم والحديد والكلسيوم تحتاجها تلك العملية بكميات أكبر عند استخدام النتروجين الجزئى عن تلك اللازمة عند استخدام النتروجين الأمونيومى . وبالتالي فقد اقترح أهمية تلك العناصر في عملية تثبيت النتروجين . ويوضح كل من شكل ٨ - ٥ وجداول ٨ - ١ تأثير التركيزات المختلفة لهذه العناصر الثلاثة على نمو الآزوتوباكتر الفنلندية (*Azotobacter vinelandii*) .

وقد تناولت معظم البحوث المركزة عن إحتياجات هذه العناصر الثلاثة لتثبيت النتروجين على تلك الإحتياجات لعنصر المولبدنيوم أما عن تلك الإحتياجات من عنصرى الحديد والكلسيوم فلم تلق الاهتمام الكافى . وقد أوضح ويلسون Wilson (50) أن الإحتياجات من المولبدنيوم قد حددت لكل كائن مثبت للنتروجين على حده .

تثبيط تثبيت النتروجين : Inhibition of nitrogen fixation : يمكن تقسيم تثبيط النتروجين إلى ثلاث محاور - ١ - تثبيط في الأيض الخلوى - ٢ - تثبيط بالهيدروجين

الجزئى - ٣ - تثبيط بالنتروجين المرتبط . لما كان النمو الجيد مرتبط بتثبيت النتروجين لذلك فلا يوجد أدنى شك فى أن مثبتات الأبيض الحلوى أيضاً مثبتات لتثبيت النتروجين .



شكل ٨ - ٥ : تأثير Mo و Fe³⁺ و Ca²⁺ على نمو الآزوتوباكتر الفنلندية (*Azotobacter vinelandii*) .
 الاحتياجات من المولبدنوم والحديد والكلسيوم أكبر عند استخدام النتروجين الجزئى عن استخدام الأمونيا .

عن : P.W. Wilson, 1958. A symbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 8:9 Berlin: Springer.

جدول ٨ - ١ : إحتياجات المولبدنوم لتثبيت النتروجين الجزئى بواسطة الآزوتوباكتر الفنلندية (*Azotobacter Vinelandii*) وجميع القيم كتبت كيميكرجرام N مثبت لكل ملليمتر .

التجربة	NH ₄ ⁺		N ₂	
	إضافة	بدون إضافة	إضافة	بدون إضافة
	Mo	Mo	Mo	Mo
I	200	201	50	205
II	301	279	58	212

After R.G. Esposito as reported by P.W. Wilson (1958) in W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 8:9. Berlin: Springer.

مصدر هذه البيانات عن :

من الحالات الخاصة المثبطة للأبيض والتي تؤثر بشدة على تثبيت النتروجين هو أول أكسيد الكربون CO المثبط لعملية التنفس ، فقد دلت الملاحظات أن عملية تثبيت النتروجين أكثر حساسية لسمية CO من عملية التنفس (57) . يمكن الاستنتاج من ذلك أن أول أكسيد الكربون ربما يثبط عملية تثبيت النتروجين بطريقة مباشرة أكثر منها غير مباشرة خلال عملية التنفس .

الهيدروجين الجزئى يعمل كمثبط متخصص لتثبيت النتروجين وهو لا يشابه في ذلك أول أكسيد الكربون . ونحن نعى بهذا أن التثبيط يلاحظ فقط عندما يكون المصدر الوحيد للنتروجين هو النتروجين الجزئى ولا تضاف صور أخرى من النتروجين المرتبط (52,53) ، وقد أقرح تفسيران لهذا التثبيط : ربما يتنافس الهيدروجين فيزيقياً مع النتروجين على السطوح الفعالة النشطة لبعض الإنزيمات التى تصاحب تثبيت النتروجين ، أو أن هذا التثبيط ربما يرجع إلى وظيفة إنزيم الهيدروجينيز *hydrogenase* في تثبيت النتروجين .

وقد نال التفسير الثانى معظم الإنتباه حيث توجد شواهد غير مباشرة عن الصلة باهيدروجينيز تلك الإنزيم الذى يستخدم الهيدروجين الجزئى كإداة للتفاعل مع تثبيت النتروجين . فعلى سبيل المثال يزداد الهيدروجينيز زيادة ملحوظة فى الآروتوباكتر «بكتريا التآزت - *Azotobacter*» والرودوسبيريليم (*Rhodospirillum*) عندما تغذى هذه الكائنات بالنتروجين الجزئى بدلاً من النتروجين المرتبط (13,14) . ينتج طحلب الكلوريل (*Chlorella Pyrenoidosa*) إنزيم الهيدروجينيز النشط عند نقله إلى جو من الهيدروجين (36,37) . وقد أيد وساطة هذا الإنزيم في إختزال النيتريت في طحلب الكلوريل (37) .

يثبط تثبيت النتروجين على وجه العموم بواسطة الأمونيا أو تلك المركبات السهلة التحول إلى الأمونيا مثل النترات أو النيتريت . تلك المركبات لا تدخل في ميكانيكية تثبيت النتروجين ولكنها فقط تفضل في الإستهلاك عن النتروجين الجزئى كمصادر للإمداد بالنتروجين . وبمعنى آخر لو أن كل من النتروجين الجزئى والنتروجين المرتبط يوجدان جنباً إلى جنب فإن النتروجين المرتبط سوف يُفضل في الإستخدام عن النتروجين الجزئى ، ومع ذلك فإن كلاً من الصورتين النتروجينيتين ربما تستخدمان في آن واحد وهذا ما يحدث عادة .

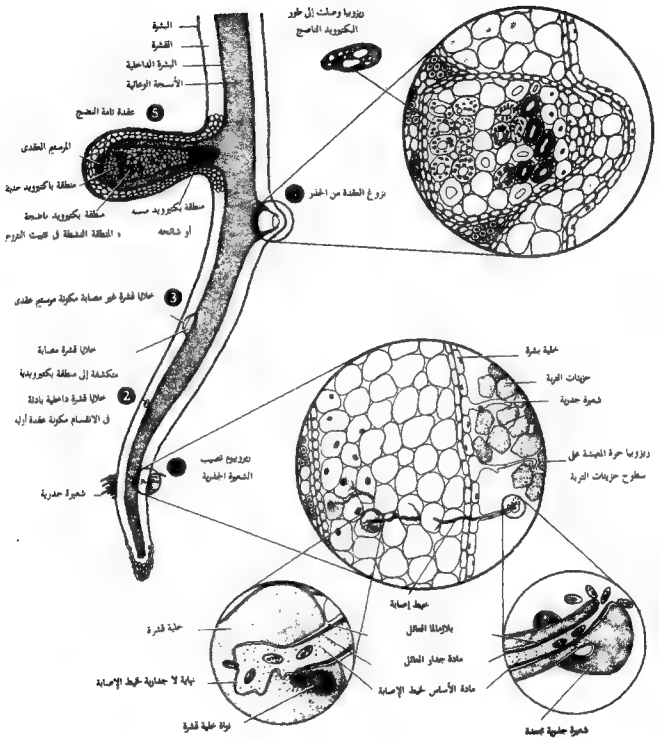
مازالت معلوماتنا عن سلسلة خطوات تثبيت النتروجين ضئيلة وسطحية ، وقد أوضحت التجارب المستخدم فيها المشابه الذرى الثابت ^{15}N بما لا يدع مجالاً للشك أن

الأمونيا تحتل وضعاً مميزاً في هذه السلسلة . إلا أن السؤال الهام عن تلك المركبات الوسطية التي تتكون بين النتروجين الجزيئي والأمونيا لم يجاب عليه حتى الآن بإقناع .

تثبيت النتروجين تكافلياً Symbiotic Nitrogen Fixation

مجموعة كبيرة نسبياً من النباتات خاصة البقوليات تحصل على النتروجين المثبت تكافلياً بمصاحبة بكتريا التربة من جنس الرايزوبيوم *Rhizobium* (أنظر شكل ٨ - ٦) . في نبات الحور *alder* تكون العلاقة التكافلية مع أنواع معينة من جنس الأكتينومييسيس *Actinomyces* . وفي كلتا الحالتين ليس لأى من الكائنين النباتيين « العائل والبكتريا » القدرة على تثبيت النتروجين بمفرده دون إعتداد كل منهما على الآخر . والعلاقة التكافلية بين البقوليات والرايزوبيوم تظهر أنها تخصص نوعى *Species-Specific* . عندما يصيب نوع معين من الرايزوبيوم البقوليات لا يعنى ذلك تثبيت النتروجين . والمكان الحقيقي لتثبيت النتروجين يكون في العقد التي تتكون في جذور النبات البقولى كنتيجة لاختراق الرايزوبيا . من خلال تلك العقد يمد الكائن الدقيق العائل بالنتروجين المثبت « المختزل » أما النبات العائل فيمد الكائن الدقيق بالكربوهيدرات الذائبة .

ويكون مظهر المنفعة لهذا الارتباط هو استحاث واستالة نمو خلايا الجذر نتيجة لاختراق هذه البكتريا لجذور العائل . وقد لاحظ الباحثون عادة تراكم وتجمع بكتريا التربة بالقرب من جذور النبات وخاصة جذور النباتات البقولية ، وربما يرجع هذا التراكم بسبب إفرازات جذور النبات لعوامل نمو معينة إلى التربة . حيثذد أما أن تخترق البكتريا قمة الشعيرة الجذرية اللينة نسبياً أو أن تغزو محطمة وممزقة تلك الشعيرات ويتقدم خيط الإصابة خلال أنسجة القشرة حتى المنطقة الوسطية من البشرة الداخلية والبريسيكل وتبدأ الخلايا في البشرة الداخلية « أندودرمس » والبريسيكل في الانقسام وتنمو العقدة بسرعة وتأخذ طريقها إلى سطح الجذر . والملاحظة الوحيدة الجديرة بالذكر وأول من شاهدها هو ويفف وكوبر *Wipf and Cooper* (55) في عام ١٩٣٨ وهى أن خلايا العقدة تحتوى على ضعف عدد الكروموزومات الموجودة في الخلايا الجسمية للنبات . وقد أوضح ويفف وكوبر في دراسة أجريت فيما بعد (56) على تكوين العقدة في البسلة *pea* والحمص الجلبى *Vetch* أن نجاح تكوين العقدة يحدث فقط عندما تغزو البكتريا الجذر عقدية الخلايا المحتوية على ضعف عدد الكروموزومات بالنسبة للخلايا النبات الجسمية . هذه الخلايا تنبه إلى النشاط المرستيمى نتيجة للغزو وتكون العقدة . إذا لم توجد الخلايا ذات العدد الكروموزومى المضاعف في منطقة الجذر المختترقة بواسطة



شكل ٨ - ٦ : إختراق الريزوبيا *rhizobium* للشعيرة الجدرية لنبات بقولي . تتجعد الشعيرة عند قمتها ثم تصاب بالتطور الخيطي وفي النهاية تتكون العقدة .



شكل ٨ - ٧ : العقد على جنور البرسيم . مهداة من B.W. Pennypacker and W.A. Kendal, The Pennsylvania State University, and USDA Regional Pasture research Laboratory.

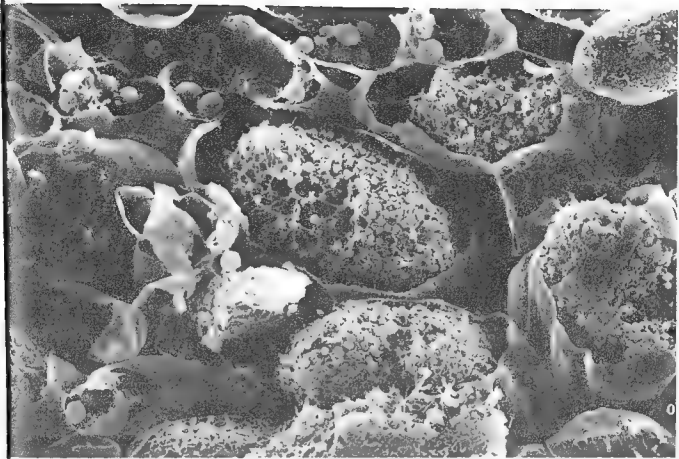
خيوط الإصابة فلا تتكون العقدة . شكل ٨ - ٧ يبين جنور البرسيم وعليها العقد وشكل ٨ - ٨ فهو صورة تفصيلية إلكترونية دقيقة مجسمة للعقد الجذرية المصابة للزيتون الخريفى autumn olive .

العوامل « أو العامل » المسبب للنمو الغزير للخلايا المكونة للعقدة الجذرية غير معروف الآن . ومن المعروف أن الريزوبيا تفرز الهرمون النباتي المسمى أندول حمض الخليك (IAA) Indol acetic acid ، إلا أن العديد من كائنات التربة الدقيقة لها القدرة على إنتاج الـ (IAA) هذا ولكن ليس لها القدرة على تكوين عقد .

البقلهيموجلوبين وميكانيكية تثبيت N_2 تكافلياً في العقد

Leghemoglobin and Mechanism of Symbiotic N_2 Fixation in Nodules

وتغريق العقد الجذرية يؤدي إلى وجود صبغة حمراء اللون والتي تشبه في صفاتها



شكل ٨ - ٨ : صورة دقيقة إلكترونية تفصيلية مجسمة للأكتينومايسيت *actinomycete* والخلايا المصابة لعقدة جذر الزيتون الحرفي . مكبرة $\times 900$ عن D.Baker, W. Ncomb. J.GTorrey 1980 Characterization of an ineffective actinorhizal microsymbiont, Frankia Sp. Eull (Actinomycetales). Can. J.Microbiol. 26: 1072-89. Photo courtesy of D.Baker and E. Seling.

الهيموجلوبين لخلايا الدم الحمراء . تسمى تلك الصبغة الحمراء للعقد الجذرية بالبقليهموجلوبين «منسوخة عن الإنجليزية leghemoglobin حيث أن الثلاث أحرف الأولى من الكلمة الإنجليزية legum وهي تعني بقولي» وهذه الصبغة يبدو أنها مُنتج من معقد الريزوبيم والبقل ، حيث لا توجد الصبغة في أى من الكائنين النامين بمفردهما (3) والعقد التي ينقصها البقليهموجلوبين لا تستطيع تثبيت النتروجين . وقد لاحظ العديد من الباحثين (45) العلاقة بين تركيز البقليهموجلوبين ومعدل تثبيت النتروجين والتي قادتنا إلى العلاقة المؤكدة بين البقليهموجلوبين وتثبيت النتروجين التكافلي . والبقليهموجلوبين حامل للأوكسجين ، والأوكسجين (O_2) لازم لسلسلة إنتقال الإلكترون للريزوبيوم باكترويد «المستعمرة الهيزوية في المقعدة البكتيرية للعائل» «أنظر شكل ٨ - ٩» . وبسبب شراحتها الشديدة جداً للأوكسجين فإن

البقلهيموجلولين يمد العقد الجذر بكتيرية بالأوكسجين بسرعة حتى تحت النقص الشديد في مستوى الأوكسجين الحر (14) . وتدل الملاحظات أيضاً أن البقلهيموجلولين يحفظ مستوى الأوكسجين الجزئي منخفضاً في البكتيريود bacteriod ، هذه الوظيفة للبقلهيموجلولين في غاية الأهمية لأن إنزيم النتروجينيز Nitrogenase حساس جداً إلى وجود O_2 ويفقد نشاطه في وجوده (O_2) وعدم قدرة العقد الخالية من البقلهيموجلولين على تثبيت الأوكسجين نتيجة لهذه الظروف وبالتالي لا تستطيع تثبيت النتروجين تحت ظروف وجود O_2 حر .

شكل ٨ - ٩ يوضح الخطوات الكيميائية لتثبيت النتروجين تكافلياً . ويخبر إختزال النتروجين إلى الأمونيا بواسطة معقد من الإنزيمات يعرف بالنتروجينيز (31, 30) Nitrogenase . ويظهر أن بعض المغذيات الدقيقة أساسية لهذه العملية مثل الحديد والنحاس والكوبلت والمولبدنيوم . أما الإحتياجات للحديد فقد ترجع إلى أهميته في تركيب البقلهيموجلولين بينما النحاس لازم أيضاً في تمثيل البقلهيموجلولين ، أما الكوبلت فهو جزء أساسي لفيتامين ب B_{12} وهو مركب يمكن أن يدخل في تكوين البقلهيموجلولين واحتمال ذلك ربما من خلال سلسلة البريونيت Propionate Pathway أما إحتياجات الكوبلت فقد تأكدت فقط في تلك النباتات التي تستطيع تثبيت النتروجين الجزئي (11) . لو أن النتروجين المرتبط « مثل النترات أو الأمونيا » يقدم إلى النباتات البقولية المثبتة للنتروجين تكافلياً فليس هناك أى حاجة إلى الكوبلت (1-2) . أما وظائف المولبدنيوم هو تبادل الإلكترونات كمكتسب للإلكترونات وماغ له في إختزال النتروجين إلى أمونيا .

وكما هو موضح بشكل ٨ - ٩ فإن N_2 يختزل إلى الداي أميد $(\text{HN}=\text{NH})\text{diimide}$ (إيميد أي مركب يشتق من الأمونيا بإحلال ذرتي هيدروجين) ثم إلى الهيدرازين $(\text{NH}_2-\text{NH}_2)$ ثم إلى الأمونيا (NH_3) . وعملية إختزال N_2 يمكن تلخيصها فيما يأتي :

١ - يظهر أن الإلكترون والهيدروجين يُمنحان خلال الفيريدوكسين Ferredoxin [أو أي مختزل آخر لنظام نقل الإلكترون ودورة كربس (أنظر الفصلين الثالث عشر والسادس عشر)] إلى البكتيريود « المستعمرة البكتيرية في العقدة الجذرية (bacteriod) » .

٢ - يمد هذا البكتيريود بال ATP بواسطة الأكسدة الفسفورية وأنظر الفصل السادس عشر .

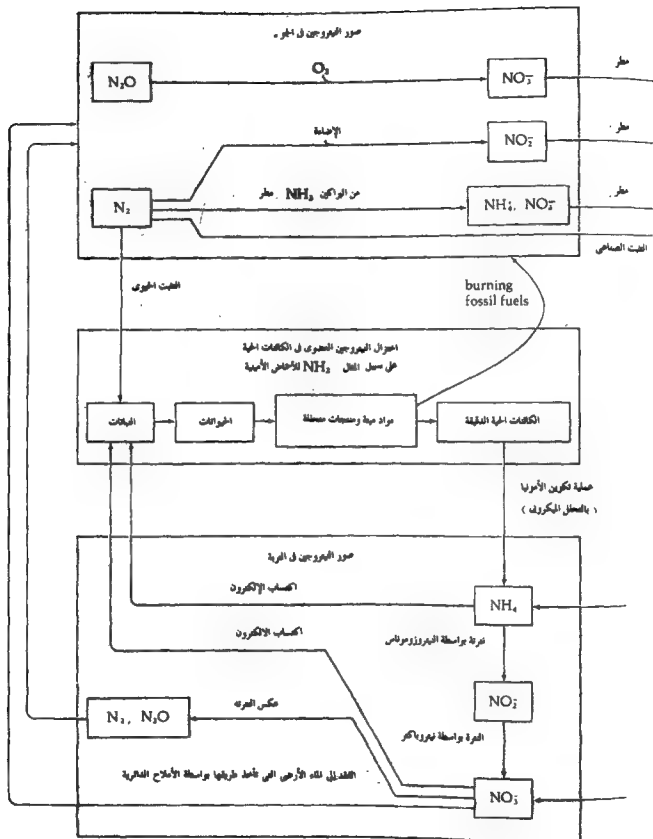
- ٣ - يلزم الـ ATP في إنتقال الإلكترونات من معقد البروتين الحديدي إلى Fe Mo لأحديد مولبدنيوم وح موه لنظام النيتروجينيز إلى عملية الإختزال (54) .
 - ٤ - تنتج دورة كريس للبيكترويد الأحماض الكيتونية التي تدخل في تفاعلات مع NH_3 لتكوين أحماض أمينية . ومعظم تلك الأحماض الأمينية تنتقل إلى العائل .
 - ٥ - يعمل البقلهيموجلولين على نقل الأوكسجين لتوليد الـ ATP .
 - ٦ - معقد إنزيم النتروجينيز والذي ماهو إلا معقد حديد بروتيني يتوسط إنتقال الإلكترونات والفريديوكسين إلى معقد البروتين حديد مولبدنيوم حيث من المحتمل أن يأخذ إختزال N_2 طريقة .
- الطحالب الخضراء المزرقة أيضاً من مثبتات النتروجين . وربما في المستقبل القريب سوف تبنى نظم الزراعة على مزارع الطحالب المثبتة للنتروجين وأحد المحاصيل النباتية . وقد توصل العلماء في جامعة كاليفورنيا في دافز California at Davis إلى زراعة الطحالب الخضراء المزرقة بنجاح في مزارع الأرز^(١) .

التحويلات النيتروجينية في التربة Nitrogen Converters in Soil

ربما تحدث أكسدة الأمونيا إلى التترات في التربة خلال وساطة مجموعتين من البكتريا : النيتروزوموناس Nitrosomonas والنيتروباكتر Nitrobacter . وتحصل تلك الكائنات الدقيقة على الطاقة اللازمة لفوها خلال أكسدة الأمونيا أو النيتريت . وبمعنى آخر فإن كلا من النيتروزوموناس والنيتروباكتر بكتريا ذاتية التغذية antrophic وتحتاج فقط إلى المواد الغير عضوية لفوها . مع إختلاف واحد كبير ، هذا النوع من الفهم مشابه لذلك الذي يوجد في النباتات الخضراء . هذا الخلاف يكمن في كون النباتات الخضراء تستمد طاقتها من الضوء الشمسي ، أما في بكتريا النتريته nitrification فإن الطاقة المستخدمة تستمد من أكسدة الأمونيا أو النيتريت . وقد عزلنا كلاً من هذين الكائنين الدقيقين في عام ١٨٩١ بواسطة ونجرادسكي Winogradsky . وقد أوضح أن النيتروزوموناس تستطيع تحويل الأمونيا فقط إلى النيتريت أما تلك النيتروباكتر لازمة

(١) يعرف هذا النوع من التسميد بالتسميد البيولوجي وقد ظهر حديثاً اتجاه إلى هذا اللون من التسميد لتوفير الطاقة اللازمة لصناعة الأسمدة الأزوتية الكيميائية وأيضاً لتقليل تلوث التربة الزراعية بالأسمدة الكيميائية خاصة بعد ظهور أزمة الطاقة .

للنبات . هذا النتروجين العضوى النباقى يدخل فى إغناء نتروجين الحيوانات المتغذية على النبات ، حيث لا تستطيع الحيوانات تحويل النتروجين الغير عضوى إلى الصورة العضوية ولا بد لها أن تبتلع النتروجين العضوى المتكون والمجهز من قبل كمركبات أساسية فى تغذيتها . وعند موت تلك الحيوانات والنباتات فإن النتروجين العضوى بها يعود إلى التربة من خلال ميكروبات تحليلية وتنتج الأمونيا ثم تتحول الأمونيا بسرعة بواسطة عملية النترنة ، والنترات حينئذ إما أن تُيسر للتغذية النباتية أو تتحول إلى غاز النتروجين فى عملية عكس النترته . شكل ٨ - ١٠ يمثل تخطيط لهذه الدورة وهى ما تعرف بدورة النتروجين فى الطبيعة .



شكل ٨ - ٩٠ : دورة النتروجين

أسئلة

- ٨ - ١ اذكر إنزيمين يشتركان في إختزال النتروجين في بعض النباتات . وماهى العوامل الهامة التى تشترك في إختزال النترات بواسطة أحد هذين الإنزيمين ؟
- ٨ - ٢ ماهى الإختلافات الرئيسة بين الإنزيم «المحفزه» أو المستحث *inducible enzyme* والإنزيم الداخلى *Constitutive enzyme* ؟
- ٨ - ٣ أين يوجد في الخلية النباتية إنزيم إختزال النترات *nitrate reductase* وماهى العلاقة بين مكان وجوده ونشاطه ؟
- ٨ - ٤ اذكر العمليات التى تشترك في تيسر النتروجين للنبات .
- ٨ - ٥ ماهى المنفعة التى تعود على النبات والكانتات الدقيقة من العلاقات التكافلية للريزوبيا والبقوليات ؟
- ٨ - ٦ ما هو دور البقلهيموجلوبيين في العقد الجذرية ؟
- ٨ - ٧ أرسم تخطيط لعمليات تثبيت النتروجين التى تحدث بواسطة المستعمرة العقدية (*bacteriod*) للبقوليات .
- ٨ - ٨ ماهى فائدة زراعة البقوليات زراعيا بجانب الحصول على محصولها؟
- ٨ - ٩ إشرح عملية عكس النترة .
- ٨ - ١٠ هل النتروجين متحرك في النبات؟ وماهى المركبات التمثيلية الكبرى التى تحتاج إلى النتروجين لتخليها ؟
- ٨ - ١١ اذكر الكائنات الحية الدقيقة الهامة التى تلعب دورا في دورة النتروجين . وما هو دورها المحدد في هذه الدورة ؟

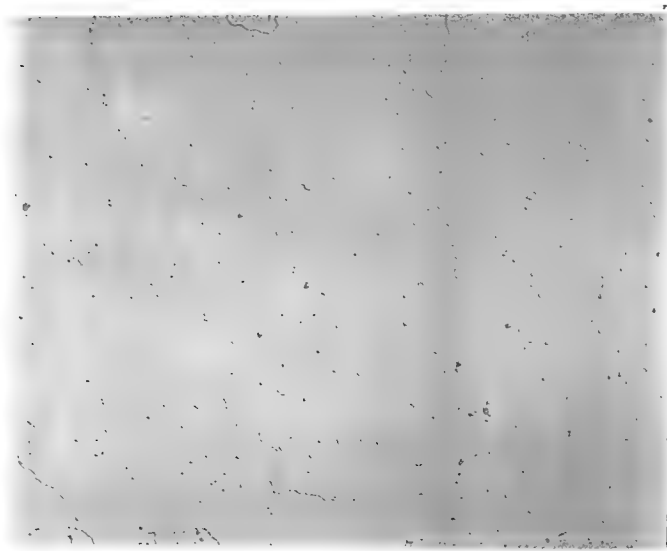
قراءات مقترحة

- Bauer, W.D. 1981. Infection of legumes by rhizobia. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:407-449.
- Brill, W.J. 1977. Biological nitrogen fixation. *Sci. Amer.* 236(3):68-81.
- Burris, R.H. 1976. Nitrogen fixation. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Guerrero, M.G., J.M. Vega, and M. Losada. 1981. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:169-204.
- Hewitt, E.J., D.P. Hucklesby, and B.A. Notton. 1976. Nitrate metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Mortenson, L.E., and R.N.F. Thorneley. 1979. Structure and function of nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 48:387-418.
- Phillips, D.A. 1980. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:29-49.
- Shanmugam, K.T., F. O'Gara, K. Andersen, and R.C. Valentine. 1978. Biological nitrogen fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:263-276.



البروتينات والأجسام النووية

Proteins and Nucleic Acids



صورة إلكترونية ملقحة لجزيء الـ DNA الميكروكروبي الدائري (mt DNA) من فول الصويا (Glycine max)

From R.M. Szymanski, C.S. Levinge, III, and D.M. Shah. 1978. Plant Physiol. 61:460



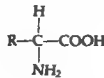
أصبح من الواضح خلال العقدین الأخيرین ، أن کیمیاء الأحماض النووية مُعبّر عنها خلال البروتينات أنها تُنظّم الخصائص الكيميائية المعقدة للحياة وديناميكية التطور . وتکمن الأهمية العظمى لتأثير البروتينات في تلك الحقيقة في أن العديد منها ذو نشاط وظيفي كالإنزيمات ، والإنزيمات ذات أهمية حيوية لمعدل سرعة التفاعلات الكيميائية . على الرغم من حدوث عديد من التفاعلات الكيميائية في غياب الإنزيمات إلا أن هذه التفاعلات تكون بطيئة جداً ، وفي الحقيقة يمكن أن نذهب إلى أبعد من ذلك لنقول إن الإنزيمات والحياة متلازمان .

للبروتينات وظيفتان هامتان أخريتان ، حيث تعمل كأيون أيديروجين منظم hydrogen ion buffers ، وكمكونات تركيبية للخلايا structure components . وبسبب طبيعة إنتشارها الواسع كـمكون وكوظيفة فإن الباحثين قد قاموا بدراساتها بتوسع . بالتأكيد أن كثيراً من الخصائص الهامة للبروتينات قد قادت العلماء إلى معلومات هامة عن كيمياء المنظومات الخلوية أي الأحماض النووية .

سنتناول في هذا الباب الأحماض النووية والبروتينات ، آخذين في الاعتبار أن ما نفعله هو إلقاء ضوء مركز على تلك المركبات المحتوية على النتروجين ، حيث أنه في العقد الأخير قد ظهرت كثير من المعلومات عن البروتينات والأحماض النووية ، ونحن نتوقع مجموعة ماثلة من المعلومات الجديدة خلال العقد القادم .

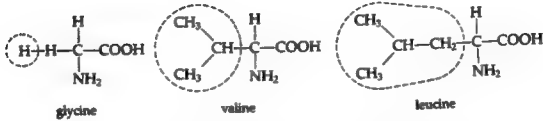
الأحماض الأمينية والأميدات Amino Acids and Amids

يوضح التحليل المائي بواسطة الأحماض الجزئية البروتين أنه يتרכب من وحدات صغيرة متكررة هي الأحماض الأمينية Amino Acids . باستثناء حمضين أمينين ثانويين فإن الأحماض الأمينية الموجودة في البروتين لها تركيب عام هو :



يصور هذا البناء الحمض الأميني الأولي والذي فيه مجموعة الأمين amino group (—NH₂) ترتبط مع ذرة الكربون ألفا Carbon α المجاورة لمجموعة الكربوكسيل (—COOH) والاختلافات الفردية بين الأحماض الأمينية الأولية توجد في مجموعة R (R. group) والتي قد تختلف كليةً من حمض أميني لآخر ، مثال ذلك الأحماض الأمينية ، الجليسين Glycine ،

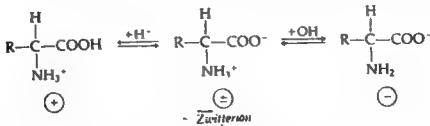
فالين ، Valine ، ليوسين Leucine لها مجموعة R (R. group) مختلفة تماماً . وتراكيب هذه الأحماض قد وُضحت مع مجموعة R داخل دائرة لكل منها .



الأحماض الأمينية الموجودة في بروتين النبات كنتيجة للأبحاث المكثفة بواسطة العديد من الباحثين هي الجليسين^(١) Glycine والألانين alanine وفالين valine وليوسين leucine ويزوليوسين isoleucine وسيرين serine وثرينونين threonine وفينيل ألانين phenyl alanine وتيروزين tyrosine وتريوفان tryptophan وسستائين cysteine وميثونين methionine وبرولين proline وهيدروكسي برولين hydroxy proline وحمض الأسبرثك aspartic acid وحمض الجلوتاميك glutamic acid وهستيدين histidine وأرجنين arginine ونيسين lysine .

والرموز الخاصة بهذه الأحماض موضحة بجدول (٩ - ١) .

تعتبر البروتينات مُنظم أساسي في النظم الحية وذلك نتيجة للخواص الكيميائية للأحماض الأمينية الداخلة في تركيبها (للدراسة ملخص عن رقم الحموضة (pH) والمنظمات buffers أنظر الملحق ب) . بناءً عن رقم الحموضة للمحاليل فإن وظيفة كل من المجموعتين ألفا أمينو alpha amino والفا كربوكسيل alpha carboxyl الحمض الأميني ربما تظهر في واحدة من الصور التالية

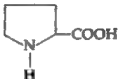
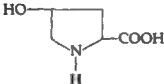
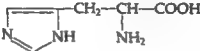


(١) يلاحظ أن أسماء الأحماض الأمينية تنسى بتقطع line وهو القطع الأخير من كلمة asinine (أحماء NEH) فيما عدا القليل من الأحماض الأمينية .

جدول ٩ - ١ : الأحماض الأمينية الموجودة في بروتينات النبات ورموزها الكيميائية البالية

الاسم	الرمز	انماط الأحماض الأمينية
glycine	$\text{NH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$	aliphatic
alanine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
valine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \\ \text{CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
leucine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \\ \text{CH—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \text{H}_3\text{C} \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
isoleucine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \quad \quad \\ \quad \quad \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
serine	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
threonine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
phenyl alanine	$\begin{array}{c} \text{C}_6\text{H}_5\text{—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aromatic
tyrosine	$\begin{array}{c} \text{HO—C}_6\text{H}_4\text{—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \quad \\ \quad \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aromatic
tryptophan	$\begin{array}{c} \text{C}_8\text{H}_6\text{N—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{H} \end{array}$	aromatic
cysteine	$\begin{array}{c} \text{HS—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	S-containing

تابع جدول ٩ - ٩

الاسم	التركيب	نمط الأحماض الأمينية
methionine	$\text{CH}_3-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	S-containing
proline		secondary
hydroxyproline		secondary
aspartic acid	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	acidic
glutamic acid	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	acidic
histidine		basic
arginine	$\text{H}_2\text{N}-\underset{\text{NH}}{\text{C}}=\text{NH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	basic
lysine	$\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	basic

وكما هو واضح فإن الحمض الأميني يمكن أن يوجد كزويتريون^(١) أى كجزء يحوى على كل من الشحنة السالبة والشحنة الموجبة ، وفي هذه الصورة فإن الحمض الأميني يكون ذا قطبين ويعتبر أمفوتيريك^(٢) Amphoteric ، أى أنه يمكن أن يعمل كحامض أو كقاعدة . ورقم الأس الأيلروجيني الذى عندها توجد صورة الزويتريون يعبر عنها

(١) أى أيون ذو شحنتين الموجبة والسالبة .

(٢) قد تعرف عربيا باسم المركبات المشددة .

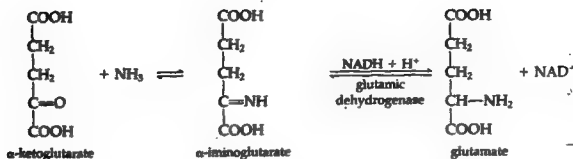
بنقطة التعادل الكهربى isoelectric point ، أى أن الصورة المتعادلة كهربياً للأحماض الأمينية تكون محصلتها صفر من الشحنتين ولا تتحرك إذا وضعت تحت تأثير الفصل الكهربى electrophoresis. فى محلول شديد القاعدية عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون أنيون وذلك بسبب سيادة $\text{NH}_2\text{-COO}^-$ كمجموعات عمل فعالة . وعلى النقيض فى حالة المحلول العالى الحموضة (pH منخفضة) عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون كالكتيون وذلك بسبب سيادة $\text{NH}_3^+/\text{COOH}$ كمجموعات عمل فعالة . نستطيع بسهولة تصور الفعل المنظم الهائل للبروتينات عنده نحسب الأعداد الوفيرة من الأحماض الأمينية .

تشكيل الأحماض الأمينية Amino Acids Synthesis

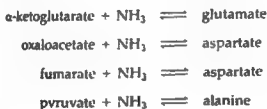
تعتبر الأحماض الأمينية بصفة عامة المنتجات الابتدائية فى تشكيل النتروجين والملاحظات التى تم الحصول عليها تتبع تشكيل المغذيات غير العضوية المحتوية على ^{15}N قد أوضحت أنه فى أغلب الحالات أن المستقبل الابتدائى للنتروجين هى الأحماض الفاكيتو الحرة فى السيتوبلازم Free α -Keto acids . هذه الأحماض تكون مشابهة للأحماض الأمينية فيما عدا الأوكسيجين الذى يرتبط بالألفا كربون α -carbon بدلاً من مجموعة الأمين . وسوف نناقش طريقين يمكن بواسطتهما أن يندمج النتروجين مع الأحماض الألفا كيتو .

الاختزال الأمينى Reductive Amination

توضح التجارب المستخدم فيها نظائر النتروجين ^{15}N المعلّمة أنه خلال المراحل المبكرة من تشكيل النتروجين كان الجلوتاميت من أكثر المركبات المعلّمة ظهوراً ، ومن هذه الملاحظة استنتج الباحثون أن هناك اتحاد مباشر للأمونيا مع الألفا كيتو جلوتاريت α -ketoglutarate والمقابل لحمض الكيتوجلوتاميت keto acid of glutamate ، والتفاعل عكسى وعصّله كما يلى :



ومن المحتمل أن التفاعل الأول يحدث تلقائياً ، لكن التفاعل الثاني يُحفز بواسطة إنزيم جلوتاميك ديهيدروجينيز glutamic dehydrogenase ويحتاج لوجود نيكوتين أميد أدنين ثنائي النيوكليوتيد المختزل reduced nicotinamide-adenine-dinucleotide (NADH + H⁺) . أهمية الرئيسية للجلوتامات في بناء الأحماض الأمينية الأخرى ، ولأن الجزء الأكبر من الجلوتامات يتكون بهذه الكيفية بواسطة النبات ، لذلك فإن التفاعل يعتبر بالغ الأهمية بالنسبة للأبيض التروجيني في النبات . ويمكن القول بأن المنفذ الرئيسي لنظام التحول الغذائي للتروجين الغير عضوى ، وأن الانتشار الواسع لإنزيم جلوتاميك دى هيدروجينيز glutamic dehydrogenase في النبات يؤيد بشدة الاستنتاج السابق . عملية الاختزال الأميني كوسيلة لبناء أحماض أمينية أخرى غير الجلوتامات تعتبر ذات أهمية محدودة . وتوجد ملاحظات غير مباشرة على إدخال الأمين المباشر للأوكسال خلاصات Oxaloacetate والبيروفات Pyruvate لتكوين أسبراتات aspartate والئين alanine على التوالي . وبذلك يكون لدينا أربع طرق يتم بواسطتها إدخال التروجين الأميني إلى مركبات عضوية لتكوين أحماض أمينية والتي تتضمن الفيرماريت لتكوين أسبراتات :



من هذه الطرق الأربعة ، يظهر أن طريقة إدخال الأمين إلى الألفا كيتوجلوتاريت هي التفاعل الرئيسى السائد في تمثيل التروجين بواسطة النبات .

النقل الأميني Transamination

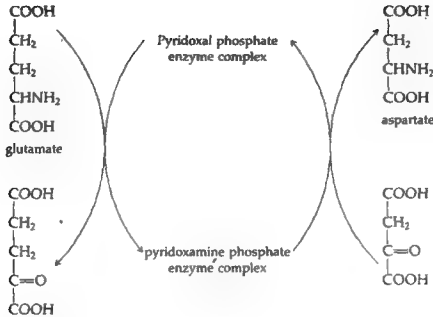
إن أهم تفاعل في تفاعلات بناء الأحماض الأمينية هو النقل الأميني ، والذي يتضمن

نقل مجموعة الأمين من حمض أميني إلى مجموعة كربونيل لحمض كيتوني عندما يغذى النبات بـ $^{15}\text{NH}_4^+$ فإن الحمض الأميني جلوتاميك المحتوى على ^{15}N (نيتروجين معلم) يكون بكمية كبيرة بالمقارنة بالأحماض الأمينية الأخرى مما يوحي بأن هذا التفاعل هو المفتاح الرئيسي للجلوتاميت في هذا التفاعل .

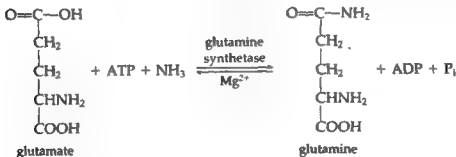
بعد الحصول على النيتروجين الغير عضوى والدخول أساساً خلال العملية الأمينية للألفا كيتوجلوتارات فإن الجلوتاميت الناتج يكون معداً وميسوراً لتفاعلات النقل الأميني *trans amination* مع الأحماض الكيتونية لإنتاج الأحماض الأمينية المقابلة . إن تكون سبعة عشر حمضاً أمينياً مختلفة تأخذ طريقها خلال تفاعلات النقل الأميني مع الجلوتاميت (13)

والإنزيمات التى تنشط تفاعلات النقل الأميني تسمى ترانس أمينيزات-Trans aminases بينما إنزيمات النقل الأميني المتخصصة فيحدد تسميتها مادة التفاعل وناتج التفاعل معاً ، فمثلاً الإنزيم الذى ينشط نقل مجموعة أمين من حمض الجلوتاميك (مادة التفاعل) إلى مجموعة ، الكربونيل لحمض الأكسالوخلات ليتكون الأسبراتات *aspartate* (ناتج التفاعل) يُسمى جلوتاميك - أسيرتك ترانس أمينيز *glutamic- aspartic transaminas* بالرغم من أن تفاعلات النقل الأميني الذى يشمل حمض الجلوتاميك هو الأكثر شيوعاً في النبات إلا أن تفاعلات نقل أمين أخرى قد وُجدت . على سبيل المثال وجد الباحثون تفاعلات نقل الأمين في النباتات الراقية تشمل حمض الأسيرتك والألانين . إلا أن الجزء الأعظم من تفاعلات نقل الأمين . تشمل الفاكيتوجلوتارت أو الجلوتاميت كمكونات أساسية (9) .

توصل الباحثون إلى أن تفاعلات النقل الأميني تتضمن إشتراك فسفات البيريدوكسال *pyridoxal phosphate* أو فسفات البيريدوكس أمين *pyridoxamine phosphate* كمرافق لإنزيمى . يظهر أن فسفات البيريدوكسال يرتبط بإحكام مع الإنزيم وتكتسب مجموعة أمين من الحمض الأميني ليتكون فسفات بيريدوكس أمين *pyridoxamin phosphate* وبالتالي تطلق الحمض الكيتوني المقابل ، ثم يمرر فسفات البيريدوكس أمين *pyridoxamin phosphate* مجموعة الأمين إلى حمض كيتوني آخر ليتكون حمض أميني جديد وينفرد فسفات البيروكسال. ولا بد أن يسير التفاعل كالاتى :



قبل أن نترك مناقشتنا لبناء الأحماض الأمينية يجب ذكر الأميدات (الأسبراجين Asparagin والجلوتامين glutamine) ، وهذه المركبات توجد بكمية عالية في عديد من النباتات ويظهر أنها تقوم بوظيفة نقل وتخزين النتروجين . ولبناء الجلوتامين glutamine فإن مجموعة هيدروكسيل لإحدى مجموعات الكربوكسيل لحمض الجلوتاميك تُستبدل بمجموعة أمين (NH_2) . والإنزيم الذى ينشط هذا التفاعل هو جلوتامين سينثيتيز glutamine synthetase والذى ينشط به (Mg^{2+}) كعامل معدنى مرافق (metal Cofactor) بالإضافة إلى ATP الذى يلزم حسب التفاعل التالى :

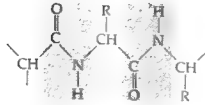


يُعتقد أن بناء الأسبراجين من الأسيرات يتم بنفس الطريقة ويحتاج إلى منشط معدنى metal activator و ATP . إلا أن إنزيم أسبراجين سينثيتيز Asparagine synthetase والذى لا بد أن ينشط هذا التفاعل ، لم يتم عزله من الأنسجة النباتية حتى الآن .

البروتينات Proteins

تتكون البروتينات من وحدات متكررة من الأحماض الأمينية ترتبط مع بعضها

بواسطة روابط تجمع مجموعة كربوكسيل لحمض أميني مع مجموعة أمين لحمض أميني آخر . هذا النموذج من الروابط والذي يتكرر عدة مرات في جزيء البروتين يُسمى « بالرابطة الببتيدية » (peptide bond) . كل مساحة مظلمة في الشكل التالي تضم أربع ذرات لرابطة ببتيدية :

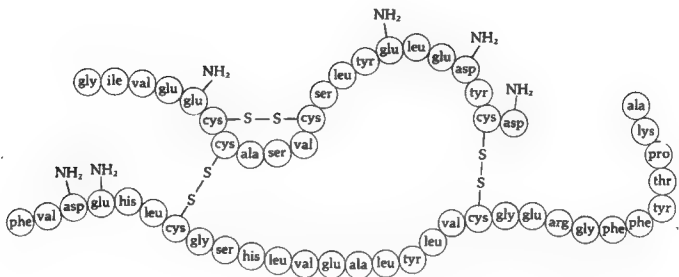


المركب المتكون من حمضين أمينيين مرتبطين معاً بواسطة رابطتين ببتيديتين يسمى ثنائي الببتيد "di-peptide" ، والمتكون من ثلاثة أحماض أمينية يسمى ثلاثي الببتيد "tri-peptide" .. وهكذا . وعندما يرتبط عدد كبير من الأحماض الأمينية معاً بهذا الطراز فإن المركب الناتج يسمى « عديد الببتيد » polypeptide . وعندما نتأمل جزيء بروتين ربما يكون متكوناً من عشرين حمض أميني مختلف ، كل واحد منها ربما يوجد متكرراً عدة مرات وتتابع مختلف ، فيمكننا أن نحصل على فكرة عن مدى تعقيد وعن مدى حجم جزيء البروتين . وربما يتراوح حجم البروتينات ابتداءً من الوزن الجزيئي للإنسولين^(١) الذي يكون ٦٠٠٠ إلى الوزن الجزيئي لعدة ملايين .

تركيب البروتين Protein structure

التركيب الأولي Primary structure : الخصائص الحيوية لجزيء البروتين لها ارتباط بتركيبه . والرابطة الببتيدية وتتابع الأحماض الأمينية المحددة تعطى البروتين بناءً الأولي . وبما أن العديد من البروتينات تحتوي على أكثر من سلسلة من عديدات الببتيد polypeptide chain فإن التوصيل بينها بروابط غير ببتيدية معينة ضرورية لجزء البروتين والرابطة ثنائية الكبريتيد (—S—S—) بين جزيئي السيستئين cysteine مهمة في هذا الخصوص . يوضح شكل ٩ - ١ صورة التركيب البنائي الأولي للبروتين الحيواني « الصغير » ألا وهو أنسولين البقر .

(١) الأنسولين هو ذلك الهرمون البروتيني الذي يدخل في تقليل الكربوهيدرات ويسبب غيابه في الإنسان ظهور مرض السكر والمعروف علمياً باسم (diabetes) hyperglycemia



شكل ٩ - ١ : تركيب وسلاسل الأحماض الأمينية في أنسولين البقر .

تدل ملاحظات العديد من الباحثين أن الروابط الببتيدية وثائية الكبريتيد ليست هي فقط الروابط التي يتضمنها بناء البروتين . على سبيل المثال ، تحمل عديد من البروتينات ربما يحدث تحت الظروف المعتدلة والتي لا تؤثر على الروابط الببتيدية أو ثائية الكبريتيد .

التركيب الثانوي Secondary Structure : تظهر سلاسل عديدات الببتيد ثلاث

طرز رئيسية للترتيب أو التنظيم هي : (١) اللولبي (الحلزوني أو القوقعي - helical) (٢) الصفيحة المطوية pleated sheet (٣) العشوائي random هذه الالتفافات الخاصة أو الترتيب الحلزوني لسلسلة عديدات الببتيد تكون تركيبها الثانوي .

الشكل اللولبي من النوع « ألفا حلزون » (ألفا هيليكسي) « α -helix » والأكثر شيوعاً في النظام اللولبي helical arrangement يحتفظ بشكله بواسطة التجمع المتسع للروابط الهيدروجينية من خلال السلسلة . والروابط الهيدروجينية تكون غير تساهمية noncovalent والتي تحدث نتيجة مشاركة ذرة إيدروجين بالإلكترونات مع ذرة أو كسجين . سلسلة عديدات الببتيد تكون أنواع أخرى من الحلزونات القوقعية ليست بالثابتة ولا هي عامة في البروتينات كما هو الحال في ألفا حلزون α -helix .

الصفيحة المطوية pleated sheet: هذا التنظيم يتكون عندما ترتب أجزاء من سلسلة عديدات الببتيد جنباً إلى جنب ، وترتبط بروابط هيدروجينية لتنتج سلسلة ببتيدية ذات مظهر زجاجي متعرج للسلسلة القوقعية الببتيدية « peptide backbone » . هذا التنظيم من

طرار الصفائح المطوية في العادة يأخذ مظهر سلاسل جارية في اتجاهات عكسية وغير متوازية anti parallel أو على شكل عروة معقودة (lopped) بطريقة بحيث أن الأجزاء الكبرى من السلسلة تسير متوازية (parallel pleated sheets) أى الصفائح المطوية المتوازية .

بالنسبة لما يسمى بالترتيب العشوائى random arrangement فإن التركيب الثانوى لعديدات الببتيد قد لا يبدى نظاماً هندسياً منتظماً ، ويرجع هذا الافتقار للتنظيم الهندسى عند السطح حيث من المرجح أنه ينتج من انطواء الاحماض الأمينية للسلاسل الجانبية أكثر من انطواء أو انتشاء السلسلة الفقارية الببتيدية ، هذا بالإضافة إلى وجود الروابط الهيدروجينية ، وروابط الملح وقوى فان درفالز التى تساعد على الاحتفاظ بالبناء الحلزوني .

التركيب الثالث للبروتين tertiary structure : مع الانطواء التام أو افتراض للشكل النهائى للسلسلة فإن التركيب الثانوى يأخذ الشكل النهائى والخاص به . هذه الانطواءات أو الانثناءات الإضافية للتركيبات الثانوية المتنوعة والقطع العشوائية يعبر عنها بالتركيب الثالث للبروتين tertiary structure protein والبناء الابتدائى للتركيب الثالث للبروتين يتم أساساً بالروابط الهيدروجينية . روابط الملح وقوى فان درفالز van der Waals أيضاً تشارك في ذلك والتركيب الثالث للبروتين يتضمن تفاعلات مجموعات R-groups R مغايراً في ذلك للتركيب الثانوى . التركيب الثانوى والثالث لجزء البروتين يبدى تآلف مشترك مع الوظيفة الحيوية للجزء في الحقيقة في كثير من الحالات عندما يهدم البناء الثانوى أو الثالث للبروتين فإن بعض الوظائف المتخصصة مثل (نشاط الإنزيم) تفقد وغير قابل للانعكاس irreversible lost هذا الفقد في النشاط ممكن أن يحدث عندما يتعرض البروتين لدرجة حرارة عالية نسبياً - أو تغير رقم الحموضة (pH) أو يتعرض للأشعة فوق البنفسجية وهكذا . كل هذه الظروف تسبب « هدم طبيعة البروتين » "denaturation" . فقد كثير من خواص جزء البروتين مثل الزوبانية solubility والنشاط المتخصص specific activity والقابلية للتبلور crystallizability تتبع هدم طبيعة البروتين . وفي كثير من الحالات هذه الخواص لا يمكن أن تعود للظروف الطبيعية مرة أخرى .

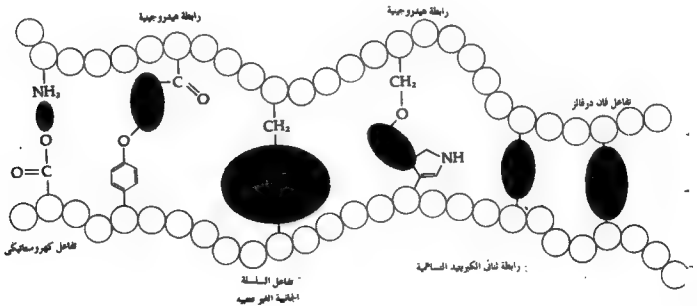
التركيب الرابع Quaternary structure

التركيب الرابع لجزء البروتين ينتج باشتراك سلسلتين أو أكثر من سلاسل عديدة

الببتيدات والشكل النهائي والثلاثي الأبعاد لسلاسل عديدات الببتيدات المتجمعة (كل منها يعرف بتحت وحدة) تتجمع في جزيء متكامل مكونة التركيب الرابع للبروتين .
والروابط الهيدروجينية تشترك ثانية لتثبيت تحت الوحدات معاً ولتدعيم التركيب الرابع .
ومع ذلك فهناك أنواع أخرى تتداخل وتمسك التركيب الرابع مع بعضها وهي باشتراك المجاميع الكارهة للماء (hydrophobic groups) التي ترتبط وتطرد الماء . كثير من البروتينات التي تتكون من عديد من تحت الوحدات تبدو كأنها بنيت وارتبطت مع بعضها بواسطة السلاسل الجانبية الكارهة للماء hydrophobic side chains للتحته وحدات . والشكل (٩ - ٢) يوضح الأنواع المختلفة للروابط والتي يمكن أن تحدث في جزيء البروتين .

تقسيم البروتين Protein Classification

نظراً لوجود تشابه في التركيب العام لكثير من البروتينات المختلفة فإنه أمكن بسهولة فصلهم عن المركبات النتروجينية الأخرى في مجموعة عامة وتختص بالبروتين فقط . ومع ذلك فإنه من الصعب عمل تقسيم بين البروتينات وبعضها نتيجة هذا التشابه . حقيقة أن



شكل ٩ - ٢ : بعض الروابط الموجودة في جزيئات البروتين : تفاعل كهروستاتيكي ، رابطة هيدروجينية بين ، بوابق الثيوسين ومجاميع الكربوكسيلات على السلاسل الجانبية - تفاعل السلاسل الجانبية الغير قطبية الناتجة من الصافر المتبادل للمذيبات وتفاعلات . فان دير فالز

التقسيم الحالى غير مرضى فى الوقت الحاضر والتقسيم المعتمد على الصفات التركيبية المتخصصة غير ممكن بالتالى وذلك بسبب معلوماتنا الضئيلة للتركيب الثانوى والثالث للبروتينات . بالتالى محاولة تقسيم البروتينات والذي يعتمد جزئياً على الخواص الذوبانية وجزئياً تبعاً للاختلافات الكيماوية والفيزيقية المعروفة هو المعروف حالياً .

البروتينات البسيطة Simple Proteins

البروتينات البسيطة هى مركبات عند تحليلها مائياً تعطى أحماض أمينية فقط . وتقسم البروتينات البسيطة يعتمد أولاً على خواص الذوبانية . ويمكن تقسيم البروتينات البسيطة إلى ستة مجاميع رئيسية هى : الألبومينات albumins الجلوبولينات globulins والجلوتيلينات glutelins والبرولامينات Prolamines والمستونات histones والبروتامينات Protamines

(١) الألبومينات Albumins الألبومينات تنوب فى الماء ومحاليل الأملاح المخففة يمكن أن تتجلط (Coagulated) بتعرضها للحرارة . يعتبر بيتا أميليز الشعير (B - amylase) of barley مثلاً جيداً للألبومين

(٢) الجلوبولينات Globulins : الجلوبولينات لا تنوب أو تنوب بدرجة قليلة فى الماء ، وتنوب فى محاليل الأملاح المخففة . والجلوبولينات تتجلط أيضاً إذا تعرضت للحرارة . والعديد من الأمثلة على الجلوبولينات توجد فى البروتينات المخزنة فى البنور .

(٣) الجلوتيلينات Glutelins : لا تنوب فى المحاليل المتعادلة ولكنها تنوب فى محاليل الأحماض والقواعد الضعيفة . توجد هذه البروتينات بصفة أساسية فى حبوب النجيليات . والجلوتينين Glutenin فى القمح هو مثال للجلوتيلين ، أما المثال الآخر فهو الأوريزينين oryzenin فى الأرز rice .

(٤) البرولامينات Prolamines : لا تنوب فى الماء ولكن تنوب فى الإيثانول بتركيز ٧٠ - ٨٠ ٪ ولا تنوب فى الإيثانول المطلق (١٠٠ ٪ كحول) . التحليل المائى لهذه البروتينات تنتج كمية كبيرة نسبياً من البرولين proline والأمونيا - لذلك اشتق اصطلاح برولامين . وأمثلة البرولامينات النباتية هى الزين Zein للذرة والجليادين gliadin للقمح والشيلم^(١) والهوردين hordein للشعير .

(١) قد يعرف هذا النبات عربياً باسم خَزْدَار أو المُوَيْدَار وrye بالانجليزية وsecale cereale بالعلمى

(٥) **المستونات Histones** : المستونات غنية بالأحماض الأمينية القاعدية مثل الأرجينين والليسين وتذوب في الماء وتوجد في نواة الخلية وقد تكون مرتبطة بالأحماض النووية .

(٦) **البروتامينات Protamins** : تشبه المستونات في كونها غنية بالأحماض الأمينية القاعدية وتذوب في الماء . وتشبه المستونات أيضاً حيث توجد في الأنوية وربما تكون مرتبطة مع الأحماض النووية . والأحماض الأمينية مثل الثيروسين والترتوفان لا توجد في هذه البروتينات . كذلك لا تحتوى البروتامينات على الكبريت .

البروتينات المرتبطة Conjugated proteins : البروتينات المرتبطة عبارة عن بروتينات توجد مرتبطة مع مكونات غير بروتينية تلك المكونات التي ربما يطلق عليها مجاميع مرافقة (أو مجاميع فعالة) prosthetic groups . ويمكن تقسيم البروتينات المرتبطة إلى خمسة مجاميع رئيسية هي : البروتينات النووية nucleoproteins ، والبروتينات السكرية glycoproteins ، والبروتينات الدهنية lipoproteins ، والبروتينات الملونة chromoproteins ، والبروتينات المعدنية metalloproteins . ومن الاصطلاحات المستخدمة لوصف المجموعات المختلفة يمكننا ملاحظة أن البروتينات المرتبطة تسمى بالنسبة إلى مجموعاتها المرتبطة المتبينة .

١ - البروتينات النووية Nucleoproteins : بالتحليل المائي لهذه المركبات ينتج البروتين البسيط بالإضافة إلى الحمض النووي .

٢ - البروتينات السكرية Glycoproteins : كما يدل اسمها فإنها عبارة عن بروتينات محتوية على كمية صغيرة من الكربوهيدرات كمجموعات مرتبطة . بعض بروتينات الغشاء الخلوي ربما تكون بروتينات سكرية .

٣ - البروتينات الدهنية Lipoproteins : لا تذوب البروتينات الدهنية بوجه عام في الماء ، وتعتبر المكون العام للأغشية .

٤ - البروتينات الملونة Chromoproteins : تحتوى البروتينات الملونة على مجموعات متبينة من المركبات . وهي تتضمن الفلافوبروتينات^(١) flavoproteins ، والبيل بروتينات^(٢) biliproteins (الفيكوبيلينات^(٣) phycobilins ، والفيوكروم^(٤))

(١) كلمة flavo كلمة لاتينية تعني الأصفر (٢) bili كلمة لاتينية تعني الأصفر أيضاً . (٣) phyco بادرة لاتينية تعني طحلي ، (٤) phyto بادرة تعني نباتي .

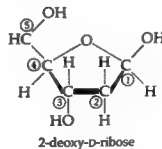
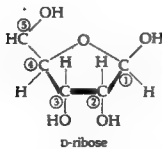
والبروتينات الكاروتينية carotenoid proteins ، والبروتينات الكلوروفيلية chlorophyll proteins ، والهيموجلوبينات^(٥) hemoglobins . وخصائصها العامة أنها تحتوى على مجموعات مرتبطة عبارة عن صبغات .

٥ - البروتينات المعدنية Metalloproteins : معظم الإنزيمات تتبع هذا القسم حيث تحتاج الإنزيمات إلى معدن كمنشط . وسوف نناقش ذلك عندما نتناول إنزيمات التنفس .

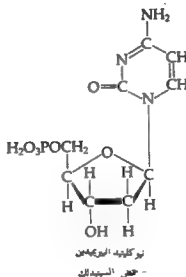
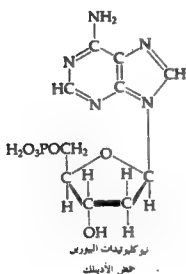
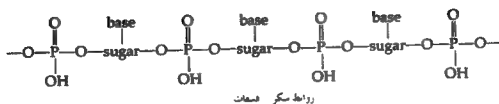
الأحماض النووية Nucleic Acids

قبل مناقشة موضوع بناء البروتين ، يجب أن نتعرف على الأحماض النووية : « حمض الريبونوكليك » (RNA) وحمض الديزوكسى ريبونوكليك (DNA) . والأحماض النووية عبارة عن بوليميرات جزيئات عملاقة large polymeric molecules ، وتتكون من وحدات متكررة تعرف بالنيكليوتيدات (Nucleotids) وتلك تتكون بدورها من ثلاث مكونات هى قاعدة البيورين أو البريميدين pyrimidine وسكر خماسى pentose أو سكر ديزوكسى بنتوز و« حمض الفوسفوريك وتتحده النيكليوتيدات Nucleotids مع بعضها بواسطة روابط « السكر - الفوسفات » - "sugar phosphate" (انظر شكل ٩ - ٣)

ويتحدد تقسيم الأحماض النووية RNA, DNA إلى مجموعتين كبيرتين طبقاً لنوع السكر الموجود حيث يحتوى RNA على سكر ريبوز ribose بينما يحتوى DNA على سكر ديزوكسى ريبوز deoxyribose ومن نوعى السكر إستيمد الاسم لكل منهما والاختلاف بين نوعى السكر يرجع إلى ذرة الكربون الثانية كالتالى :

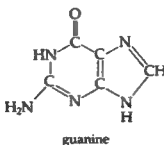
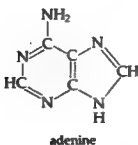


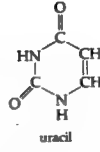
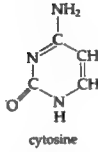
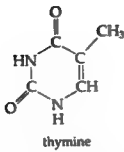
(٥) صبغات الدم الحاملة للأوكسجين تتكون من أربع سلاسل مختلفة من الجلوتين كل واحدة منها تتكون من عدة مئات من الأحماض الأمينية .



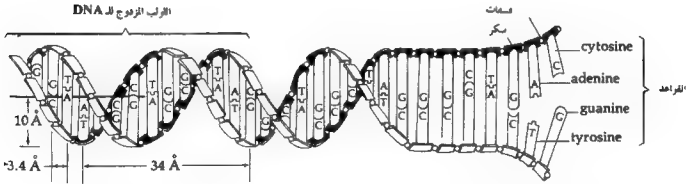
شكل ٩ - ٣ : تتابع جزء DNA يوضح الروابط - السكر - الفوسفات ، نيوكليوتيد البورين ، حمض الأدينيك ونيوكليوتيد البيريميدين وحمض السيتيداك

وقد بينت كثير من الأبحاث أن الأحماض النووية DNA و RNA تختلف فيما بينها أيضاً في القاعدة النيتروجينية ، حيث يوجد نوعان من القواعد هما البيورينات Purines والبيريميدينات Pyrimidines وتتضمن البيورينات عادة الأدينين Adenine والجوانين guanine بينما تتضمن البيريميدينات pyrimidines كلاً من الثيمين thymine والسيتوزين cytosine واليوراسيل uracil وتوجد قاعدة الثيامين البيريميدينية في الـ DNA فقط بينما توجد قاعدة اليوراسيل البيريميدينية مرتبطة بجزء RNA . ويظهر الاختلاف التركيبي للقواعد النيتروجينية الموجودة في الأحماض النووية كالتالي :





ويوجد الحمض النووي DNA في الكروموزومات Chromosomes والبلاستيدات Plastids والميتوكوندريا mitochondria بينما يوجد RNA في الكروموزومات والنويات nucleoli والسيتوبلازم cytoplasm (Transfer RNA) وكذلك في الريبوزومات (الريبوزومي والرسولي) (Ribosomal and messenger RNA) والبلاستيدات والميتوكوندريا والوظائف الحيوية للـ DNA و RNA هي نقل الصفات الوراثية والبناء الحيوي للبروتينات ويرتبط DNA أساساً بنقل المعلومات الوراثية بينما يرتبط RNA مباشرة ببناء البروتين ولقد تم دراسة تركيب الجزيئات وكذلك تتابع النيوكليوتيدات في الأنحاض النووية ، ولقد أشارت الدراسات المتجمعة عن استخدام أشعة إكس X-ray أن جزيء DNA ذو تركيب حلزوني (لولبي) مزدوج يتكون من سلسلتين ملتويتين ومتكاملتين كما في



شكل ٩ - ٤ : رسم تخطيطي ونموذج فراغي للتركيب اللولبي المزدوج للـ DNA. $\text{Å} = \text{أنجستروم}$

Reprinted by permission of the publisher and Professor M.H.F. Wilkins, The University of London King's College.

from M. Feughelman et al., Molecular structure of DNA and nucleoprotein, Nature 175:834-838. Copyright © 1955 Macmillan Journals Limited.

شكل (٩ - ٤) (12) وترتبط هاتان السلسلتان معاً بواسطة روابط هيدروجينية بين أزواج القواعد النيتروجينية وقد أظهرت التحليلات الكيميائية لجزء DNA أن النسبة بين كل من Adenine, thymine وبين كل من cytosine, guanine هي ١ : ١ مما يرجح أن قاعدة الارتباط بين السلاسل تحدث بين قاعدة يورين مع قاعدة بيريميدين وليست بين قاعدة يورين مع يورين أو بيريميدين مع بيريميدين ، ومع ذلك فإن النسبة بين الأدينين adenine والثيمين thymine من جهة والجوانين guanine - السيتوزين cytosine من جهة أخرى تختلف من جزء حمض نووي DNA لآخر . وجزء DNA جزء متضاعف ذاتياً self-replicating molecule فتحت الظروف المناسبة ومع توفر الإنزيمات اللازمة فإن السلسلتين المكونتين للحمض تنفصلان عن اللولب المزدوج وقد تنفصل القاعدة عن تالفها لتكون كل سلسلة نسخة ثانية منها ويضاعف كل منهما الآخر .

والحمض النووي RNA ذات بناء حلزوني مكون من شريط واحد single strand ومؤلف من تتابع نيوكليوتيدات ويشبه إلى حد كبير نفس النمط في الحمض النووي DNA ، مع استبدال قاعدة الثيمين thymine بقاعدة يوراسيل uracil في جزء RNA . ومع ذلك فإنه كما ازدوج قاعدة الأدينين مع الثيمين في حالة DNA فإن قاعدة الأدينين تزدوج مع اليوراسيل في RNA ومن الثابت أن الحمض النووي RNA له ثلاثة طرز تختلف في الحجم والوظيفة وأكبرها يوجد في الريبوزومات ويعرف عامة بالحمض النووي RNA الريبوزومي (r. RNA) والحمض النووي الرسول (m. RNA) أصغر حجماً ولكنه لا يزال بحجم ملموس ، وفي الصورة الإلكترونية الدقيقة يمكن تمييز (m. RNA) كجزيئات ليفية طويلة تلتصق بالعديد من الريبوزومات وهذا المركب ككل يسمى البوليزوم polysome أو البولي ريبوزوم polyribosome ، وأخيراً هناك الجزيئات الصغيرة من الحمض النووي RNA والتي تسمى RNA الناقل (tRNA) والتي تشترك في بناء البروتين .

عملية النسخ Transcription

يقوم DNA بتوجيه بناء RNA حيث يعمل أساساً كوسادة template (كإستمبة stamp) . في هذه العملية ينفك الـ DNA ، وينفصل شريطاه بين القواعد وبذلك تصبح سلاسل DNA مفردة وعند هذه النقطة يتكون كل شريط (سلسلة) من نيوكليوتيدات متكررة . وتأتي النيوكليوتيدات المكاملة والمحتوية على ديزوكس ريبوز والتي تأتي من مخزون الخلية الاحتياطي لترتبط مع إحدى هذه السلاسل المفتوحة للـ

DNA لتكون أزواج القواعد وينتج جزيء DNA . إلا أنه إذا تجمعت polymerized قواعد الريبوزوم النيوكليوتيدية إلى شريط DNA (تحفز بواسطة RNA بولى ميريز RNA polymerase) على الوسادة template ، فإن جزيء RNA يتكون والذي فيه تتابع النيوكليوتيدات لتكون متممة لوسادة شريط ال DNA ، وبالتالي فإن RNA يتكون من تتابع طرز قواعد ال DNA ، قد تسمى تلك العملية في بعض الأحيان تمثيل (تكوين) ال RNA المعتمد على ال DNA (DNA-dependent RNA synthesis) . وفوق ذلك فإن DNA يقال عنه أنه ينسخ السلسلة المتممة للـ RNA . وبالتالي تُسمى هذه العملية بالنسخ tran-cription ، وبمجرد بناء وتكوين جزيء RNA . الرسول (m RNA) فإنه يمكن أن يترك النواة من خلال ثقب غشاء النواة وربما يرتبط بالريبوزومات في السيتوبلازم .

على الرغم من عدم توفر المعلومات عن بناء (r RNA) الريبوزومي إلا أنه يتكون في النويات (nucleolus) قبل انطلاقه إلى السيتوبلازم . تفاصيل بناء RNA الناقل (tRNA) ما زالت غير معروفة .

يعتبر تتابع القواعد في جزيئات RNA الرسول (mRNA) ذات أهمية حيث أنها تتحكم في عملية بناء البروتينات . وتتكون البروتينات النباتية من ٢٠ حمض أميني مختلف على الأقل. إذا ما حسبنا لكل قاعدة (بالطبع عددها أربعة) حمض أميني واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف تكون أربعة أحماض أمينية فقط (وهو رقم أقل بكثير من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) ، وعندما نحسب لكل قاعدتين (٢٤ = ١٦ بالتباديل والتوافيق) لحمض أميني واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف يكون ستة عشر حمض أميني فقط (وهذا الرقم بالطبع أقل من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) وإذا كانت الشفرة ثلاثية (٣٤ = ٦٤) لكل حمض أميني فإن عدد التباديل والتوافيق المحتملة سوف يكون ٦٤ وهذا الرقم أكبر من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية (٢٠/٦٤) . المجموعات الثلاثية لترتيب القواعد المتتابعة على جزيء mRNA تسمى الشفرات codons وكل شفرة تمثل حمض أميني معين . على سبيل المثال التابع الثلاثي (u u u) (ثلاث من اليوراسيل النيوكليوتيدية) تمثل وسادة (أو قالب) template لجزيء الحمض الأميني فينيل ألانين phenylalanine ، ويوضح جدول ٩ - ٢ الأربع والستين شفرة المحتملة والأحماض الأمينية الخاصة بكل ، ويلاحظ أن هناك ثلاث شفرات . وهي : UGA, UAA, UAG لا تمثل شفرة لأي حمض أميني وهي تسمى

جدول ٩ - ٧ : تعيين (تحديد) أنواع الأحماض إلى ٦١ من ٦٤ شفرة محتملة . وتظل ثلاث شفرات تسمى الشفرات الفارغة أو الثلاثيات حيث إنها لا تظل شفرة لأي حمض أميني .

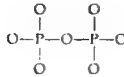
الحرف الثاني		الحرف الأول				الحرف الثالث
		U	C	A	G	
U	UUU	phenylalanine	UCU	UAU	UGU	U
	UUC		UCC	UAC	UGC	C
	UUA		UCA	UAA	UGA	A
	UUG		UCG	UAG	UGG	G
C	CUU	leucine	CCU	CAU	CGU	U
	CUC		CCC	CAC	CGC	C
	CUA		CCA	CAA	CGA	A
	CUG		CCG	CAG	CGG	G
A	AUU	isoleucine	ACU	AAU	AGU	U
	AUC		ACC	AAC	AGC	C
	AUA		ACA	AAA	AGA	A
	AUG		ACG	AAG	AGG	G
G	GUU	valine	GCU	GAU	GGU	U
	GUC		GCC	GAC	GGC	C
	GUA		GCA	GAA	GGA	A
	GUG		GCG	GAG	GGG	G

« الثلاثيات الفارغة » "nonsense triplets" ، ووظيفتها في تمثيل البروتين ربما تتميز نهايات بروتين وبداية بروتين آخر . وسوف نشرح أهمية الشفرة الثلاثية فيما بعد .

الترجمة (بناء البروتين) (Translation (Protein synthesis)

تنشيط الأحماض الأمينية : Activation of amino acids

يعتبر تنشيط الأحماض الأمينية الخطوة الأولى في بناء البروتين . وتتألف من انتخاب الأحماض الأمينية الخاصة من بحيرة السيتوبلازم بواسطة إنزيمات عالية التخصص حيث يوجد لكل حمض أميني إنزيم منشط متخصص على الأقل . وفي وجود الـ ATP فإن الإنزيم المنشط ينشط تكوين مركب الإنزيم المرتبط مع الحمض الأميني إدينيلات الغنى بالطاقة :
 (E- AA- AMP) enzyme - bound amino acid adenylate وتطلق البيروفوسفات :



معقد الحمض الأميني على الحمض النووي RNA الناقل

Amino acid-tRNA complex

يتبع تنشيط الحمض الأميني اتصاله بالحمض النووي الناقل tRNA والذي يتميز بجزئاته الصغيرة نسبياً والمحتوية على ٧٠ إلى ١٠٠ نيوكليوتيد (Nucleotids) وكل جزيء حمض نووي ناقل متخصص في نقل حمض أميني (2,10)، مما يجعلنا نفترض أن انتقال الأحماض الأمينية من المعقد الإنزيمي النشط إلى الحمض النووي الناقل (tRNA) تكون عملية تجميع وليست عملية تنافس، وتكون نقطة الاتصال بين tRNA والحمض الأميني النشط في ذرة الكربون الثانية أو الثالثة للسكر الريبوزي لطرف حمض الأدينيليك

• terminal adenylic acid

تكوين عديد الببتيد : Polypeptide formation

عند تكون الحمض النووي الرسول (m-RNA) وارتباطه بالريبوزومات في السيتوبلازم يتكون البوليزومات Polysomes. وتتصل الأحماض الأمينية بالبوليزومات Polysomes بواسطة (tRNA) ويكون اتصال الحمض الأميني بإحدى نهايات جزيء (tRNA) وفي النهاية الأخرى لجزيء tRNA تكون القواعد الثلاثية أو عكس الشفرة (Anti codon) (قد تسمى الشفرة المضادة) والتي تكمل شفرة الرسول (messenger codon) لهذا الحمض الأميني. وعلى سبيل المثال فإن الشفرة الرسول UUG يقابلها عكس شفرة Anticodon في tRNA هو AAC وهي خاصة بالحمض الأميني ليوسين leucine حيث ترتبط الشفرة والشفرة المضادة بسرعة في المكان بواسطة الجذب كما يحدث في أنشطة الأحماض النووية الأخرى مثل تضاعف DNA ونسخ mRNA. وعندما تستقر الشفرات المضادة لعدد من جزيئات الحمض النووي الناقل tRNA فإن الأحماض الأمينية تترتب على النهايات المقابلة بنظام تتابع تكوين عديد الببتيد polypeptide، ويعتقد أن الريبوزوم يتحرك على طول جزيء mRNA من نهاية طرف إلى آخر لربط الأحماض الأمينية بروابط ببتيدية بمساعدة الإنزيمات المتخصصة والمساعدة (أنظر شكل

تحلل البروتين Protein Degradation

الأبيض البروتينى فى النبات يكون فى حالة فيض مستمر بين البناء والتفكك . فقد وجد الباحثون الإنزيمات المحللة للبروتين proteolytic enzymes مثل البروتيز protease والببتيداز peptidase فى الأعضاء النباتية المختلفة . وجودها يرجح أن نشاط هذه الإنزيمات ربما جزئياً يتحكم فى تحلل البروتين .

درس الباحثون تحلل البروتين بصفة أساسية فى إنبات البذور والأوراق المفصولة . خلال الإنبات ، يحدث تحلل أو تفكك كبير للبروتين المخزن فى الفلقات أو المخزن الأندوسيرم ، ويكون ذلك متوازياً مع البناء السريع للبروتين فى الجنين . كما وجد الباحثون أيضاً تراكم للأحماض الأمينية والأميدات فى الجنين . يبدو أن العوامل الفسيولوجية التى تؤدى للإنبات تكمن فى حركة تحلل البروتين المخزن وهجرة نواتج هذا التحلل (الأحماض الأمينية) إلى الجنين وبناء بروتين جديد من الأحماض الأمينية .

دراسات الأبيض التروجنى خلال إنبات البسلة (3) والشعير (5) أوضحت أن البروتينات المخزنة من أول المركبات التى تختفى . يُعاق إنماء أجنة الشوفان والشعير عند نزعها من أجزائها المخزنة وإنمائها فى وسط مغذى . وينتشم إنمائية الأجنة بعض الشيء لو أضيفت الأحماض الأمينية إلى البيئة المغذية (4) . وفى دراسة أبيض البروتين فى أجنة الذرة المفصولة وغير المفصولة من الحبوب ، حَدَثَ بكل من أوكى ويفرز (9) Oake and Beevers أن يقترحوا أن كمية كبير من الأحماض الأمينية التى سبق تكوينها تنتقل من الأندوسيرم إلى الجنين النامى حيث تحدد بناء أحماض أمينية جديدة داخل الجنين . عندما ينزع جنين الذرة من أجزائه المخزنة وينمو على بيئة مغذية محتوية على الجلوكوز ونتروجين غير عضوى ، فإن مستوى النتروجين البروتينى يكون أقل بدرجة ملحوظة عن ذلك فى الجنين الغير مفصول عن الأندوسيرم والنامى فى نفس الفترة الزمنية . يمكن أن يستنتج من هذا الكشف أن الجنين له قابلية محدودة فى إدخال واتحاد النتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة . إلا أن قابلية اتحاد النتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة والبروتينات قد وجد أنها تنمو فى الجنين المفصول والذى ينمو لفترة زمنية فى بيئة ذات أحماض أمينية منخفضة (9) . إن ميكانيكية التحولات الغذائية للبروتين وبالذات هدم البروتين غير واضحة الفهم وهى تمثل تحدياً حيوياً هاماً بالنسبة للعلماء خاصة والإنسانية عامة .

دراسة التحولات الغذائية للبروتين حازت اهتماماً علمياً وأكاديمياً . فعلى سبيل المثال فهم الآلية أو الميكانيكية المشتملة على بناء وتحلل البروتين في النبات قد تمكن العلماء من تجميد أو تأخير هدم البروتين وإمكانية زيادة مستوى البروتين في النباتات والمستخدم في الغذاء .

هذا التقدم يحظى بالترحيب من بعض الأقطار التي تعيش شعوبها على الغذاء الذي يتألف معظمه من المواد الكربوهيدراتية . وربما يستطيع الإنسان في المستقبل التحكم الكامل في مستوى البروتين في نباتات المحاصيل .

الأسئلة

- ٩ - ١ عدد الأدوار الرئيسية للأحماض الأمينية في النبات ؟
- ٩ - ٢ تكلم عن تركيب الحمض الأميني الأولي . وما هي الفروق التركيبية الرئيسية بين الأحماض الأمينية الأولية والثانوية ؟ وماذا تعني مجموعة R (R group) في الحمض الأميني ؟
- ٩ - ٣ ما الذي يجعل الحمض الأميني قاعدي أو حامضي ؟
- ٩ - ٤ عرف : زويتريون Zwitterion ، نقطة التعادل الكهربائي iso electric point ، المترددة amphoteric ، الباء الأولى primary structure .
- ٩ - ٥ أذكر المكونات الخلووية الأخرى التي قد تكون حامضية أو قاعدية ؟ ما هي أهمية الحموضة والقاعدية في النظم الحيوية ؟
- ٩ - ٦ لماذا يحترق النقل الأميني (Trans amination) خطوة هامة في التحولات الغذائية للأحماض الأمينية ؟
- ٩ - ٧ هل تتصل البروتينات خلال النبات ؟ اشرح وجود البروتينات في الأجزاء النباتية المتفرقة ؟
- ٩ - ٨ اشرح تركيب الرابطة الببتيدية peptide bond وما هو دورها الذي تلعبه في بناء البروتين ؟
- ٩ - ٩ اشرح تركيب البروتين الأولي والثانوي والثالث والرابع ؟
Primary, Secondary, tertiary and quaternary
- ٩ - ١٠ أذكر ثلاثة أدوار رئيسية للبروتينات في النبات ؟
- ٩ - ١١ يقال عن الأحماض الأمينية والبروتينات أنها مترددة amphoteric ما هي الوظيفة الرئيسية للبروتين في النباتات والتي ترجع إلى هذه الخاصية ؟
- ٩ - ١٢ ما هي درجة الـ pH في المحلول الذي يكون فيه تركيز أيون الأيدروجين 10^{-9} عيارى أو 10^{-10} عيارى ؟
- ٩ - ١٣ إذا فرضنا أن درجة الـ pH في الخلايا النباتية تختلف بمرور الوقت من ٤,٥ - ٦,٦ . لإيجاد متوسط درجة الـ pH خلال هذه الفترة من الوقت هل يمكن ببساطة جمع القيمتين وقسمة الناتج على ٢ ؟ اشرح ذلك .

- ٩ - ١٤ هل يمكن تقسيم البروتينات ؟ اعطى أمثلة للبروتينات البسيطة والبروتينات المرتبطة ؟
- ٩ - ١٥ أين يبدأ تكوين البروتينات في الخلية ؟
- ٩ - ١٦ بادئاً بالقواعد ، ما هو نظام ترتيب المكونات التركيبية للأحماض النووية ، DNA ، RNA ؟
- ٩ - ١٧ أين توجد الأحماض النووية (DNA, RNA) في الخلية ؟ وما هي الأنسجة التي نرغب أن تكون بها نسبة عالية من الأحماض النووية أو مشتقاتها ؟
- ٩ - ١٨ ما هي الوظائف الحيوية لـ DNA, RNA ؟ هل يؤثر البروتين على وظيفة الأحماض النووية ؟ إشرح ذلك .
- ٩ - ١٩ ما هي الأماكن في تركيب الحمض النووي DNA التي يمكن أن يحدث فيها تفاعل كيميوي ؟
- ٩ - ٢٠ إشرح الميكانيكية المقبولة لعمليات النسخ وانتقال المعلومات الكيميائية خلال عملية بناء البروتين ؟
- ٩ - ٢١ هل نرغب أن يكون البروتين عالي اللزوجة في الماء ونشط فسيولوجياً عند نقطة تعادله الكهربائي isoelectric point ؟

قراءات مقترحة

- Bedbrook, J.R., and R. Kolodner. 1979. The structure of chloroplast DNA. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:593-620.
- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Flavell, R. 1980. The molecular characterization and organization of plant chromosomal DNA sequences. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:569-596.
- Howell, S.H. 1982. Plant molecular vehicles: potential vectors for introducing foreign DNA into plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 609-650.
- Key, J.L. 1976. Nucleic acid metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.



الإنزيمات^(١)

Enzymes



صورة مجهرية للخلوقات إنزيم الأميليز المعزول من فطر (*Aspergillus oryzae*) قوة التكبير ٣٠٠ مرة

Courtesy of J.B. Pomeroy, Professor of Biochemistry, The Pennsylvania State University.

(١) قد يعرف عربياً باسم الخمائر حيث أن كلمة *enzyme* ذات مقطعين *en* وتعني بادئ *zyme* تعني أحمر وهي كلمة يونانية تعني التخمير *Fermentation*.



تتحكم الإنزيمات بدرجة كبيرة في الحالة الديناميكية (dynamic state) للكيمياء الحيوية الخاصة بالنظم الحية - ويتكون الإنزيم جزئياً أو كلياً من البروتين ومن خصائصه أنه يزيد من سرعة التفاعل الكيموحيوى زيادة كبيرة هائلة - ويكون الإنزيم متخصص في هذا التفاعل - وكما هو الحال في العوامل المساعدة الغير عضوية inorganic - فإن النواتج النهائية final product لا تتأثر بوجود الإنزيم . ومن الجدير بالذكر أن التفاعل الكيموحيوى يسير ببطء شديد للغاية حتى نهايته وذلك في غياب الإنزيم - لدرجة أن صور الحياة كما نعرفها حالياً تصبح غير ممكنة الوجود في غياب الإنزيمات. ويرجع استخدام الإنزيمات لأغراض الإنسان منذ عهد الإغريق - حيث استعملت الإنزيمات في عمليات التخمر لإنتاج الخمر - كما استخدم الإنسان الإنزيمات منذ تاريخ سحيق في صناعة الجبن والحل وتخمير الخبز . وأثناء محاولات الإنسان لتحسين نوعية هذه المنتجات وعلى وجه الخصوص الخمور - جمعت معلومات غير مباشرة عن الإنزيمات - وأدت تلك المعلومات في النهاية إلى تمييز أهمية الخلايا الحية كعامل مشارك أساسى في هذه العمليات - ويرجع الفضل الأكبر في هذا الأمر للعالم الفرنسى الكبير باستير Pasteur - وفي أثناء هذه الفترة من الأبحاث المبكرة - أعتبرت الخلايا الحية الكاملة living intact cells وليست الإنزيمات في حد ذاتها هي المسئولة عن هذه الأنشطة السابق الإشارة إليها . وعلى أية حال - فقد حدث تقدماً معنوياً في دراسات الإنزيمات عندما اكتشف بخنر Buchner في عام ١٨٩٧ أن عصير خلايا الخميرة المسحوقة والمعصورة - له المقدرة على تخمر السكر ، وقد استنتج بوخنر أن خلايا الخميرة الحية قد أمدت بعض العوامل (في المستخلص أو العصير) لتحفيز تخمر السكريات في بيئة خالية من خلايا الخميرة الكاملة .

أما التقدم أو الاحتمام الثانى في الدراسات الإنزيمية فقد حدث عندما تمكن سمنر Sumner (4) من عزل إنزيم اليوريز urease في عام ١٩٢٦ م - واكتشافه أن الإنزيمات هي بروتينات . وفي بداية الأمر تشكك بعض العلماء في الطبيعة البروتينية للإنزيمات - ولقد انتهى هذا الشك الآن - بعد عزل العديد من الإنزيمات والتي اتضح بصفة قاطعة أنها ذات طبيعة بروتينية - وأصبح من المتفق عليه والمقبول به عالمياً أن الإنزيمات هي بروتينات .

طبيعة الإنزيمات Nature of Enzymes

الإنزيمات هي عوامل مساعدة عضوية organic catalysts وبالرغم من هذا فإن

الإنزيمات تتمتع بالعديد من خواص العوامل المساعدة الغير عضوية وبذلك تتميز الإنزيمات بالخواص الآتية :

١ - تكون الإنزيمات نشطة وذلك بكميات صغيرة للغاية قفى التفاعل الكيموحيوى تستطيع الإنزيمات بكميات صغيرة للغاية أن تحول كميات كبيرة من مادة التفاعل substrate إلى نواتج التفاعل products . والاصطلاحان مادة التفاعل substrate والنواتج product يدلان على الخامات فى بداية ونهاية التفاعل الإنزيمى . ويسمى عدد المولات (الأوزان الجزيئية الجرامية) لمادة تفاعل لإنزيم ما والتي تتحول فى الدقيقة الواحدة لكل مول واحد من الإنزيم برقم دورة الإنزيم turnover number .

وتوجد اختلافات مثيرة فى نشاطات التفاعلات الكيموحيوية للإنزيمات المختلفة - وإذا قارنا الأرقام المختلفة للوراث الإنزيمات فنجد أن هذا الرقم يتراوح من ١٠٠ إلى أكثر من ٣,٠٠٠,٠٠٠ .

٢ - وكما هو معروف فإن العوامل المساعدة الحقيقية تظل كما هى دون أن تتأثر بالتفاعلات التى تحفزها - وكذلك الإنزيمات ، تحت الظروف الثابتة ، تقترب من هذه الخاصية بدرجة كبيرة مثل العامل المساعد المثالى أو النموذجى ideal catalyst - ولكن لأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية فإن نشاطها يكون محدداً فى مجال ضيق من درجة الحرارة و pH - وهكذا تحت الظروف المثالية optimum conditions - فإن الإنزيم يكون غير ثابت نسبياً وربما يتأثر بالتفاعل الذى يحفزه .

٣ - على الرغم من أن الإنزيمات تسرع فى إتمام التفاعل الذى تحفزه ولكن الإنزيم لا يغير من حالة الاتزان equilibrium لهذا التفاعل - وفى النظم الحية - فى حالة عدم وجود الإنزيم فإن التفاعلات العكسية reversible reactions تحدث ببطء شديد تجاه الاتزان - وكل ما يفعله الإنزيم هو الإسراع فى التفاعل فى أحد الاتجاهين للوصول إلى حالة الاتزان بمعدل سريع للغاية .

٤ - الفعل الحفزى catalytic action (التحليل) للإنزيم يكون متخصصاً - أى أن الإنزيمات متخصصة فى حفزها للتفاعلات - فمثلا الإنزيم الذى يحفز تفاعلاً ما قد لا يحفز تفاعلاً آخر - وهذا التخصص قد يكون دقيقاً فى بعض الإنزيمات وعاماً فى إنزيمات أخرى - على أن صفة التخصص تظل من أكبر الخصائص المهمة للإنزيمات .

“activation” لمادة التفاعل (جزء البدء) قبل أن يحدث التحول إلى نواتج التفاعل - وبدون العامل المساعد Catalyst تحدث معظم التفاعلات البيولوجية (الحيوية) بمعدل بطيء جداً - ويكون معدل التفاعل محدوداً بتكوين المركب الوسيطى intermediate compound الذى يحتاج إلى طاقة تنشيط عالية (energy of activation) . ويوجد طريق واحد للتغلب على عائق طاقة التنشيط وهو إمداد التفاعل بالطاقة (حرارة) . وبزيادة درجة الحرارة تحصل أعداد كبيرة من مواد التفاعل على قدر كافٍ من طاقة التنشيط لتكوين الصورة الوسيطية intermediate form والتي تتحول تلقائياً إلى نواتج التفاعل .

أما فى التفاعلات الإنزيمية (التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات) فترتبط الإنزيم بمادة التفاعل (جزء البدء أو الابتداء) بطريقة تؤدي إلى حدوث تغير فى تكوين أو تركيب مادة التفاعل لتصبح فى الصورة الوسيطية - ويحتاج معقد [الإنزيم - الصورة الوسيطية] إلى طاقة تنشيط أقل بالمقارنة بطاقة التنشيط اللازمة فى حالة وجود مادة التفاعل بمفردها بدون الإنزيم - وبذلك نستطيع أن نقول بثقة أن الإنزيم يخفض من طاقة التنشيط اللازمة لمادة التفاعل - وبذلك يزيد من معدل تكوين الصور الوسيطية المؤقتة ومن ثم يزيد من ناتج التفاعل . أو بعبارة أخرى - إذا انخفضت طاقة التنشيط اللازمة لتكوين معقد [الإنزيم - الصورة الوسيطية] فإن عدداً أكبر من جزيئات مادة التفاعل يستطيع أن يشترك فى التفاعل بالمقارنة فى حالة عدم وجود الإنزيم .

فمثلاً تبلغ طاقة التنشيط الخاصة بتحليل فوق أوكسيد الهيدروجين H_2O_2 ١٨,٠٠٠ كالورى/مول فى حالة عدم وجود الإنزيم (الكاتاليز) Catalase ، بينما تبلغ طاقة التنشيط فى حالة وجود الإنزيم ٦,٤٠٠ كالورى/مول فقط .

ومن الجدير بالذكر أن خفض طاقة التنشيط يحدث لكلا التفاعلين العكسي والطردي - أى أن الإنزيم يسرع من التفاعل للوصول إلى حالة الاتزان - ويوضح شكل (١٠ - ١) هذه القاعدة .

ويوجد تبسيط آخر للفاعل الحفزي للإنزيم ، فمثلاً إذا تضمن التفاعل مادتين فإن الإنزيم يجمعهما مع بعض فى توفيق هندسى على الأماكن النشطة له - وهذه الأماكن النشطة لا تملكها الجزيئات الغير إنزيمية .

ومن الجدير بالذكر أن الأماكن النشطة active sites تتكون فى الإنزيم من ترتيبات فراغية خاصة specific spatial arrangements من المجمامع المرتبطة التى تتكامل مع تكوين مادة التفاعل - كذلك تزيد من القوة الحفزية للإنزيم زيادة كبيرة .

التخصص ومعقد [الإنزيم - مادة التفاعل]

Specificity and Enzyme-Substrate Complex

يشكل تخصص الإنزيمات أحد الملامح المهمة لنظم الحياة ونستطيع أن ننظر إلى تخصص الإنزيمات على أن الإنزيم يرتبط بمادة تفاعله - بسبب وجود المجاميع المتبقية من الأحماض الأمينية أى بقايا الأحماض الأمينية amino acid residues في المركز النشط - وهذه البقايا توافق أو تلائم مادة التفاعل بطريقة تكميلية ونجد أن تخصص الإنزيم الحفزي يرتبط بتفاعل واحد فقط أو مجموعة من التفاعلات - فمثلاً إنزيم اليوريز urease يعتبر إنزماً على درجة عالية من التخصص - إذ أنه يحفز تفاعلاً واحداً فقط ويحلل مادة واحدة فقط وهي اليوريا .



وعلى النقيض من ذلك فبعض الإنزيمات لا تكون دقيقة التخصص بالدرجة السابقة - أى أن بعض الإنزيمات تكون أقل تحديداً في تخصصها - بل يكون تخصصها محدداً ومرتبطة ببعض الروابط الكيميائية - فمثلاً بعض الإستيريزات esterases تعمل على تفكيك أو تحليل رابطة الإستر بين الأحماض الدهنية المختلفة والكحولات دون تمييز بين روابط الإستر المختلفة . أى أن هذه الإنزيمات (الإستيريزات) تتخصص فقط في تحليل رابطة الإستر دون غيرها من الروابط الكيميائية . ولا تحفز الإستيريزات تفاعلات الأكسدة - الاختزال oxidation-reduction reactions أو تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation reactions أو التفاعلات الغير تحليلية الأخرى .

وأظهرت الدراسات الحركية (الكينيتيكية) لفعل الإنزيمات kinetics of enzyme action - أن الإنزيم (E) يرتبط على مادة التفاعل (S) قبل أن ينتج ناتج التفاعل (P) - وبعبارة أخرى أن الإنزيم ومادة تفاعله يكونان مركباً أو معقداً complex قبل حدوث أى تغيرات في مادة التفاعل .



وتحتوى الإنزيمات على مراكز نشاط active sites ترتبط بها مادة التفاعل ارتباطاً خاصاً - فإذا تخيلنا أن الإنزيمات - لها مراكز نشاط تحيط بها العديد من جزيئات مادة التفاعل التي يكون حجمها صغير جداً بالنسبة لمراكز النشاط نستطيع بهذا التخيل أن نقول أن

التصادم العشوائى random collision بين جزيئات مادة التفاعل يلعب دوراً مهماً فى تكوين معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] .

وحيث أن الجزء الأكبر من جزيء الإنزيم يكون خالياً من المركز النشط - لذا فنحن نتوقع حدوث العديد من التصادم بين مادة التفاعل وجزيء الإنزيم قبل حدوث التصادم النشط active collision - وعموماً إذا توفر العدد الكافى من جزيئات مادة التفاعل فإن مركز الإنزيم النشط يشغل بالكامل - وفى هذه الحالة يكون معدل التفاعل فى أقصاه أو ذروته - هذا مع حفظ بقية العوامل الأخرى المؤثرة على النشاط الإنزيمى ثابتة .

ويجب أن نذكر أن مركب أو معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يقدم لنا توضيحاً جيداً لظاهرة تخصص الإنزيمات - ومن الواضح أن المراكز النشطة تتشكل بطريقة خاصة داخل الانطواءات الكثيرة لجزيء الإنزيم .

المجاميع الفعالة ، العوامل المساعدة ، المرافق (أو القوين) الإنزيمى .

Prosthetic Groups, Cofactors, and Coenzymes

تملك العديد من الإنزيمات ، بجانب التركيب البروتينى مجاميع متصلة بهذا الجزء البروتينى - وتسمى البروتينات (الإنزيمات) التى تتصل بالمجاميع الغير بروتينية فى هذه الحالة بالبروتينات المرتبطة أو المقترنة conjugated proteins ويعتقد أن الإنزيمات التى من هذا النوع تتكون من جزئين - الأول هو الإنزيم المجرد apoenzyme ويتكون من أحماض أمينية فقط - والجزء الثانى هو المجموعة المرتبطة أو الفعالة prosthetic group ويمكن أن نرى مثلاً لهذا المعقد فى الإنزيمات التى تحتاج إلى معدن ما حتى تظهر نشاطها - وفى هذه الحالة يسمى المعدن باسم العامل المرافق الغير عضوى inorganic cofactor وكان يسمى سابقاً باسم المنشط activator . وقد لاحظ الباحثون وجود علاقات محددة بين الخواص الحفزية لبعض الإنزيمات وارتباطها بالمكونات المعدنية المختلفة - وفى الواقع فإن فصل الإنزيم المجرد apoenzyme عن المكون المعدنى metal component يترتب عليه عادة الفقد الكامل لنشاط الإنزيم - وباستعادة الإنزيم المجرد لهذا المعدن يعود النشاط الإنزيمى مرة أخرى .

والعديد من إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى glycolysis تحتاج إلى عوامل مساعدة معدنية - وبعض المعادن مثل النحاس ، الحديد ، المنجنيز ، الزنك ، الكالسيوم ، البوتاسيوم ، الكوبلت - تحجر عوامل مساعدة للعديد من النظم الإنزيمية .

وعلى التقييض من الإنزيمات التى تحتاج إلى معادن - فإن بعض الإنزيمات تحتاج إلى مساعدة (مصاحبة association) مواد عضوية محددة حتى يُبدى نشاطه الإنزيمى - وهذه الجوامع المرتبطة العضوية تشكل فى بعض الأحيان جزءاً مكتملاً ومتمماً للإنزيم ولا تنفصل عن الجزء البروتينى للإنزيم (الإنزيم المجرد) - وبعض المركبات العضوية تنفصل dissociate من الإنزيم المجرد وتنصرف كمجموعة عمل prosthetic group يكسوها الإنزيم المجرد. - وتسمى مثل هذه الجوامع المرتبطة العضوية باسم المرافق أو القرين الإنزيمى coenzymes .

وخلال النشاط الإنزيمى يسلك المرافق أو القرين الإنزيمى كمستقبل acceptor أو مانح donor للذرات التى تضاف أو تزال من مادة التفاعل - وتوجد مثل هذه المرافقات الإنزيمية فى تفاعلات الأكسدة - الاختزال - زد على ذلك فإن المرافقات الإنزيمية ممكن فصلها بسهولة عن الإنزيم المجرد تحت الظروف العملية ، وفى هذه الحالة فإن النشاط الحفزي للإنزيم يقل بدرجة كبيرة .

ولقد تحقق من التركيب الكيميائى لبعض المرافقات الإنزيمية مثل نيكوتين أميد أدينين ثنائى النيكليوتيد Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD) ، وكذلك نيكوتين أميد أدينين ثنائى النيكليوتيد - فوسفات (NADP) والمرافق الإنزيمى أ Coenzyme- A (CoA) ، و فلافين أحادى النيكليوتيد . flavin mononucleotide ، وفلافين أدينين ثنائى النيكليوتيد (FAD) flavin adenine dinucleotide - وأغلب المرافقات الإنزيمية تتكون من الفيتامينات - وهى مركبات عضوية تخلق فى النبات ولا تخلق فى الثدييات .

تسمية وتقسيم الإنزيمات Nomenclature and classification of enzymes

تسمى الإنزيمات تبعاً لمادة التفاعل التى يرتبط بها الإنزيم أو تبعاً لنوع التفاعل الذى يحفزها الإنزيم . وعادة يضاف المقطع (اللاحقة) -ase - لاسم مادة التفاعل فمثلاً تسمى إنزيمات أرجينيز arginase ، تيروسينيز tyrosinase لأن مادة تفاعلها هى الأرجينين arginine والتيروسين tyrosine على التوالى . كذلك تقسم الإنزيمات إلى مجاميع تحمل أسماء عامة تدل على مجاميع المركبات التى تتفاعل معها الإنزيمات - فمثلاً الليباز lipase ، بروتينيز proteinase ، كربوهيدراز carbohydrase وهكذا .

كذلك تقسم الإنزيمات تبعاً لنوع التفاعل الذى تحفزه فمثلاً إنزيمات التخمير أو التحليل المائى (هيدروليزات) hydrolases وإنزيمات الأكسدة (أوكسيديزات) oxidases

وإنزيمات تحليل الكربوهيدرات (كربوهيدريزات) carbohydrases وإنزيمات الفسفرة (فسفوريلازات) phosphorylases . وللأسف فإن بعض الأسماء القديمة ما زالت تُستعمل حتى الآن - ولا توجد علاقة بين أسماء الإنزيمات القديمة ونوع التفاعلات التي تحفزها - وهذه المجموعة من الأسماء القديمة تشكل استثناءً وليست القاعدة العامة .

ومن أجل التعامل مع العدد الضخم من الإنزيمات النشطة في عمليات الأيض - لا بد من اتباع بعض النظم التقسيمية - ولقد أسس النظام التقسيمي القديم على أساس نوع التفاعل الكيميائي الذي يحفزه الإنزيم وما زالت هذه الطريقة تستعمل حتى الآن على نطاق واسع - لكن يجب أن يعرف الطلاب الدارسين للكيمياء الحيوية نظام الترقيم numbering system للإنزيمات - وهذا النظام قد أوصت به لجنة الإنزيمات الخاصة باتحاد الكيمياء الحيوية العالمي - وفي نظام الترقيم تُقسم الإنزيمات إلى إنزيمات ناقلة transferases ، إنزيمات التحييء (التحليل المائي) hydrolases وإنزيمات التشابه isomerases - وغيرها - ونظام الترقيم يعمل به في أغلب المنشورات والمجلات الخاصة بأبحاث الكيمياء الحيوية - ونحن ننصح المهتمين بدراسة الإنزيمات أن يرجعوا إلى الكتب الحديثة والتي دون بعضها في نهاية هذا الفصل - هذا ونستعمل أسماء الإنزيمات العادية أو الشائعة في هذا الكتاب .

إنزيمات التحييء أو التحليل المائي (هيدروليزات) Hydrolytic Enzymes

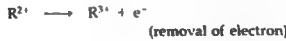
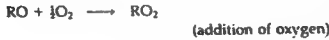
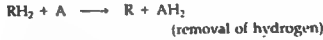
هي مجموعة من الإنزيمات تقوم بإضافة الماء إلى روابط خاصة في مادة التفاعل - وتقسيم هذا النوع من الإنزيمات كمحلات مائية يعتبر تقسيماً تعسفياً - حيث أن معظم تفاعلات التحليل المائي تكون عكسية reversible - لذا فإنه من الصواب تسمية إنزيمات التحليل المائي بإنزيمات التكثيف أو إنزيمات التمثيل condensation or synthetic enzymes



ومن أمثلة التحليل المائي أو التحييء إنزيمات الإستيريزات esterases - الكربوهيدريزات carbohydrases ، البروتيزات proteases .

إنزيمات الأكسدة - الاختزال Oxidation-Reduction Enzymes

تحفز إنزيمات الأكسدة - الاختزال إزالة أو إضافة الهيدروجين ، الأوكسجين أو الإليكترونات إلى مواد التفاعل والتي بدورها تختزل أو تؤكسد في هذه العملية .



وتمثل هذه الإنزيمات مركزاً كبيراً في الأيض الخلوى - وبسبب أهميتها فإننا سنتناول وظيفتها في الأيض بتفصيل أكثر في فصل لاحق ومن أمثلة إنزيمات الأكسدة - الاختزال - الإنزيمات النازعة للهيدروجين (ديهيدروجينات) dehydrogenases وإنزيمات الأكسدة (أوكسيديزات) oxidases

إنزيمات الفسفوريليزات^(١) (الفسفة) Phosphorylases

وإنزيمات الفسفوريليزات (الفسفة) تحفز الانشقاق الفسفورى العكسى لرابطة خاصة في مادة التفاعل ومن أحسن الأمثلة لإنزيمات الفسفوريليزات هي تلك التي تحفز إضافة عناصر حمض الفسفوريك إلى رابطة ألفا (١ ، ٤) جلوكسيد الخاصة بالنشا والجليكوجين glycogen .

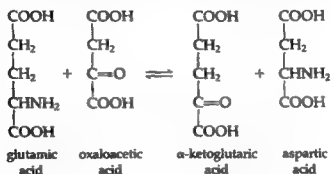
ويتشابه نشاط الفسفوريليزات نوعاً ما مع نشاط إنزيمات التحليل المائى - فيما عدا أنها تضيف عناصر حمض الفوسفوريك بدلاً من عناصر الماء .

الإنزيمات الناقلة Transferases

والإنزيمات الناقلة تحفز نقل مجموعة ما من جزيء مانح donor molecule إلى جزيء مستقبل acceptor molecule وهذا القسم من الإنزيمات كبير جداً ويشمل العديد من الإنزيمات مثل إنزيم نقل مجموعة الجليكوسيد (ترانس جليكوسيديز)

(١) قد تعرف عليها بإنزيمات التحلل بالفسفة

transglycosidase ، إنزيم نقل مجموعة الببتيد (ترانس بيتيديزات) transpeptidases ، وإنزيمات نقل مجموعة الميثيل (ترانس ميثيليزات) transmethylases - وإنزيمات نقل مجموعة الأسيل (ترانس أسيليزات) trans acylases - ومن أحسن الأمثلة المعروفة لإنزيمات النقل - هو إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض الأسيرتيك - الجلوتاميك (glutamic-aspartic transaminase) وكذلك إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض الجلوتاميك - الأوكسالوخليك (glutamic-oxaloacetic transaminase)



إنزيمات الكربوكسيليزات (الكربكسلة) Carboxylases

وإنزيمات الكربكسلة تحفز إضافة أو نزع ثاني أوكسيد الكربون ومن أمثلتها إنزيم دي كربوكسيليز حمض الجلوتاميك - glutamic decarboxylase - وهذا الإنزيم يفرغ CO_2 من حمض الجلوتاميك ليعطي جاما أمينو حمض البيوتريك γ -aminobutyric acid .

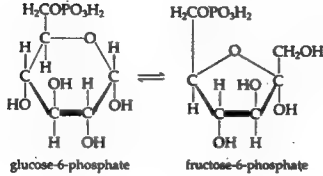


ومن أمثلة الكربوكسيليزات التي تضيف CO_2 - الإنزيم الذي يحفز إضافة CO_2 إلى سكر ريبولوز ثنائي الفوسفات وهو إنزيم كربوكسيليز ريبولوز ثنائي الفوسفات ribulose biphosphate carboxylase وهذا الإنزيم مهم في التمثيل الضوئي حيث يحفز كربكسلة سكر الريبولوز ١ ، ٥ - ثنائي الفوسفات - وستناقش هذا التفاعل في فصل لاحق .

إنزيمات التشابه (أيزوميريزات) Isomerases

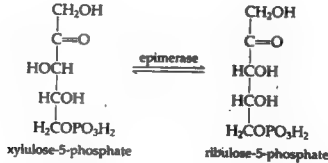
وهذه الإنزيمات تحفز التحول الداخلي لسكريات الألوز إلى سكريات الكيتوز - فمثلاً إنزيم الفسفوجلوكو - أيزوميريز phosphoglucose isomerase يحول سكر

جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى فركتوز - ٦ - فوسفات



إنزيمات الإيبيميرازات Epimerases

وتحفز هذه الإنزيمات تحويل سكر ما أو أحد مشتقاته إلى مشابهة من نوع epimer - والإيبر epimer هي الجزيئات التي تختلف في تناسق ذرة كربون واحدة - وعملية تحويل الجزيء إلى مشابهة من نوع epimer تسمى epimerization - ومن أمثلتها هذا التحويل القابل للانعكاس لسكر زيليلوز - ٥ - فوسفات إلى سكر ريبيلوز - ٥ - فوسفات .



توزيع الإنزيمات في خلايا النبات Distribution of Enzymes in Plant Cells

لقد ممكن تطور طرق البحث العلمي في السنوات الحديثة العلماء من دراسة النظم الإنزيمية خارج الخلايا الحية - وأدى ذلك إلى إعطائنا صورة جيدة عن توزيع وعمل الإنزيمات داخل التركيب البنائي للخلية - وتعتبر الكائنات وحيدة الخلية unicellular organisms مثل الخميرة والبكتريا والطحالب من المصادر الممتازة لدراسة الإنزيمات - وذلك لاحتواها العالي من البروتين وتركيبها الأقل تعقيداً .

وكذلك تعتبر الوظائف الفسيولوجية لجزء معين من الخلية دليلاً جيداً على وجود الإنزيمات المشتركة في هذه الوظائف - فمثلاً تعتبر وظيفة الريبوزومات - بصفة أساسية هي تخليق البروتين - لذا فإن إنزيمات عملية الترجمة translation الخاصة ببناء البروتين تكون موجودة على سطح الريبوزومات أو تكون قريبة جداً من الريبوزومات - وترتبط العديد من الإنزيمات الخاصة بالأبيض الخلوى مع عضيات الخلية - وعلى الأرجح فإن أعلى تركيزات من الإنزيمات توجد في الميتوكوندريا والكوروبلاستيدات - وتوجد جميع إنزيمات دورة كريبس وهي الإنزيمات التي تقوم بالأكسدة الكاملة لحمض البيروفات إلى CO_2 و H_2O في الميتوكوندريا بما في ذلك أيضاً الإنزيمات اللازمة لنقل الإلكترونات من المركبات الوسيطة لدورة كريبس إلى O_2 مع تكوين H_2O والتي ينتج عنها تكوين الـ ATP .

وتمتاز البلاستيدات الخضراء باحتوائها على نظم إنزيمية مختلفة فتحوى على الإنزيمات اللازمة لتفاعلات تثبيت CO_2 في عملية التمثيل الضوئى في السدى stroma - كذلك توجد السيتوكرومات cytochromes في البلاستيدات الخضراء - كما توجد أيضاً في الميتوكوندريا - ويعتبر نشاط السيتوكرومات مهماً لإنتاج جزيئات ATP - كذلك توجد في البلاستيدات الخضراء الإنزيمات اللازمة لتخليق الصبغات pigments (الكلوروفيلات ، الكاروتينويدات ... إلخ) .

ويوجد إنزيم دى أوكسى ريبونوكليز deoxyribonuclease في النواة - وهذا الإنزيم يحفز الانشقاق التحليلى hydrolytic cleavage لجزء DNA (ح. د ن) أما طور البلازم الأساسى (أو الأرضى) ground phase of cytoplasm (أى السيتوبلازم الذى لا يحوى على أى عضيات خلوية) فيحتوى على كميات وافرة من الإنزيمات فتوجد به إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى ومسلك الهكسوز أحادى الفوسفات - كذلك إنزيمات التحلل المائى hydrolytic enzymes وإنزيمات الفسفوريليزات phosphorylases وبجانب الإنزيمات المرتبطة بأماكن خاصة داخل الخلية - توجد إنزيمات أخرى خارج الخلية extracellular digestion - وتعمل هذه الإنزيمات في المضم خارج الخلية extracellular وكذلك في نقل المغذيات nutrients إلى داخل الخلية . فمثلاً - بعض أنواع البكتريا تستعمل البروتين والسكريات العديدة polysaccharides كمواد غذائية - هذه الجزيئات تكون كبيرة جداً ومعقدة ولا يمكن أن تحترق غشاء الخلية ، لذلك تفرز البكتريا إنزيمات تقلل أو تختزل حجم هذه الجزيئات الكبيرة إلى درجة أصغر في الحجم وبذلك تكون لها المقدرة على اختراق الغشاء الخلوى .

وتوجد درجة محددة من تقسيم الأجنحة (الأماكن) بين الإنزيمات داخل الخلية compartmentalization - وهذا التقسيم في حالات كثيرة يتيح ارتباطاً أحسن بين الإنزيم ومادة تفاعله مما يتيح الفرصة لوجود نظم إنزيمية أكثر فعالية .

وتقسيم الأماكن أو الأجنحة بين الإنزيمات يصل إلى أعلى درجاته في الميتوكوندريا والكلوروبلاستيدات - وعلى أى حال فإن السيتوبلازم نفسه يقسم من أوله إلى آخره (كله) بالشبكة الأندوبلازمية والعضيات الخلوية الأخرى (البيروكسى زومات) peroxisomes والأجسام الدقيقة (microbodies) وهذا يعضد الاقتراح القائل بأن النواتج الأيضية metabolites والإنزيمات توجد في أجنحة أو أماكن مخصصة في الخلية .

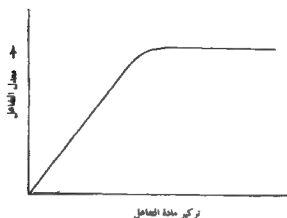
العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمى Factors Affecting Enzyme Activity

مثل كل التفاعلات الكيميائية - تكون التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات حساسة للظروف الخارجية - ولأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية - فإنها تكون حساسة بدرجة غير عادية للتأثيرات المتغيرة لبيئتها الذاتية (المباشرة) - وهكذا فإن تركيز مادة التفاعل، وتركيز الإنزيم، ودرجة الحرارة، ودرجة تركيز أيون الهيدروجين pH - تؤثر على معدل التفاعل الإنزيمى - لأن جميع هذه العوامل تؤثر على المركز النشط للإنزيم وتؤثر على تكوين مُعقد [الإنزيم - مادة التفاعل] .

تركيز مادة التفاعل Substrate Concentration

كما هو معروف أن تكوين مُعقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يسبق التحولات التى تحدث في مادة التفاعل - لذلك فإننا نستطيع أن نتخيل تأثير تركيز مادة التفاعل على التفاعل الذى يحفزه الإنزيم . وعادة يكون حجم جزيء الإنزيم أكبر بكثير من حجم مادة التفاعل . فإذا اعتبرنا الإنزيم جزيء عملاق ، ويكون محاطاً بتركيزات منخفضة نسبياً من مادة التفاعل التى يكون بعضها قريباً وبعضها يكون بعيداً عن المركز النشط ، وبسبب وجود مادة التفاعل بتركيز منخفض ، فإن المركز النشط للإنزيم قد لا يشغل بالكامل - هذا بالإضافة إلى أنه في حالة إخلاء المركز النشط للإنزيم - فربما تمر فترة وجيزة قبل أن يشغل المركز النشط مرة ثانية بمجزيئات أخرى من مادة التفاعل ومن الواضح أن الإنزيم لا يعمل بكفاءته القصوى تحت هذه الظروف - وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل ، فإن عدد الجزيئات الموجودة بجوار المركز النشط تزداد ، وبذلك تزداد

فرصة الاتصال بالمركز النشط ، لذلك إذا ثبتنا تركيز الإنزيم فإن زيادة تركيز مادة التفاعل يترتب عليه زيادة في معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .



شكل ١٠ - ٢ : أثر تركيز مادة التفاعل النموذجي (المثال) على معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .

أما إذا ازداد تركيز مادة التفاعل للدرجة تشبع saturation المركز النشط للإنزيم ، فإن الإنزيم في هذه الحالة يعمل بكفاءته القصوى maximum efficiency هذا مع تثبيت جميع العوامل الأخرى .

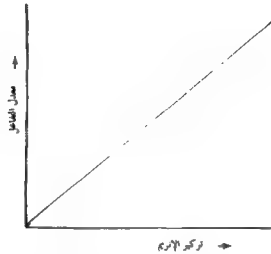
وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل أكثر من ذلك ، فإننا لا نجد لهذه الزيادة أى تأثير على معدل التفاعل ، ويوضح شكل (١٠ - ٣) هذه العلاقات .

تركيز الإنزيم Enzyme Concentration

عندما نأخذ في الاعتبار تأثير مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمى - فإننا نكون قادرين أيضاً على تفهم - لماذا تسبب الزيادة في تركيز الإنزيم - زيادة معدل التفاعل الإنزيمى . فإذا افترضنا أن المراكز النشطة للإنزيم قد تشبع بمادة التفاعل عند تركيز ما من تركيزات الإنزيم ، وعلى هذا فإن أى إضافة في مادة التفاعل لا يترتب عليها زيادة في سرعة التفاعل الإنزيمى - وفي هذه الحالة - إذا ازداد تركيز الإنزيم فمعنى هذا أن عدد المراكز النشطة قد ازداد ، وازدادت فرصة الاتصال التفاعلى reactive contact بين الإنزيم ومادة تفاعله .

وعندما نقيس نشاط إنزيم ما فإننا نستعمل تركيزات منخفضة من الإنزيم مع

تركيزات مرتفعة من مادة التفاعل ، وتحت هذه الأحوال ، فإن معدل النشاط الإنزيمي يكون في أقصاه مهما كان تركيز الإنزيم المستعمل ، طالما كان تركيز الإنزيم منخفضاً بدرجة كافية تسمح بالاتصال المستمر بين مراكز النشاط وجزيئات مادة التفاعل - وفي هذه الحالة فإننا نلاحظ أن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز الإنزيم (لاحظ شكل ١٠ - ٣)



شكل ١٠ - ٣ : التأثير الميكولوجي لتركيز الإنزيم على معدل التفاعل - تركيز مادة التفاعل يكون عالياً بدرجة كافية تسمح بشغل المراكز النشطة باستمرار .

ويجب ألا ننسى أنه إذا كان تركيز مادة التفاعل منخفضاً نسبياً - فإن زيادة تركيز الإنزيم يترتب عليه زيادة معدل التفاعل حتى درجة معينة ، بعدها يظل معدل التفاعل ثابتاً . وبعبارة أخرى فإن زيادة تركيز الإنزيم يكون له نفس تأثير زيادة تركيز مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمي (شكل ١٠ - ٣) .

وتوضح أشكال (١٠ - ٢) و (١٠ - ٣) كيفية تحليل حركات التفاعل kinetics of reaction (دراسة معدلات التفاعل أو السرعة التي بها تحدث) .

ومن الممكن تقييم معدلات التفاعل تبعاً لرتبة حركيتها kinetic order (درجة اعتماد معدل التفاعل على تركيزات المواد المتفاعلة) - فمثلاً - نحن نسمى الجزء المستقيم من الخط في الرسم البياني (أشكال ١٠ - ٢ ، ١٠ - ٣) بالرتبة الأولى first order ، لأن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز مادة التفاعل أو الإنزيم ، وبعد أن يستوى معدل التفاعل بعيداً عن التغيرات الانحدارية (شكل ١٠ - ٢) - يقال أن هذا

المعدل من رتبة الصفر zero order ، لأن معدل التفاعل يكون مستقراً عن تركيز مادة التفاعل ويدل هذا على أن الإنزيم يعمل بفاعليته القصوى .

درجة الحرارة Temperature

كما يحدث مع كل التفاعلات الكيميائية ، فإن التفاعل الذى يحفزها الإنزيم يتأثر بدرجة الحرارة ، وعلى أى حال فإن الطبيعة البروتينية للإنزيم تجعلها حساسة للتغيرات الحرارية على وجه الخصوص ، وتحدد درجة نشاطها في مجال ضيق من درجة الحرارة وذلك بالمقارنة بالتفاعلات الكيميائية العادية .

فعند درجة الصفر المئوى ، فإن معدل التفاعل الذى يحفزها الإنزيم يكون مساوياً للصفر من الوجهة العملية - وبزيادة درجة الحرارة فإن معدل التفاعل يزداد بمعدل ثابت - وفى العادة فإن المعامل الحرارى للتفاعلات الإنزيمية يكون في حدود (٢,٥) وذلك حتى درجة ٢٥° م أى أن معدل التفاعل يتضاعف مرتين ونصف لكل زيادة في درجة الحرارة مقدارها ١٠° م حتى ٢٥° م .

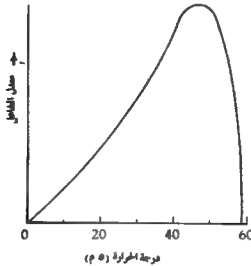
ويشترك عاملان في هذه الظاهرة :

- (١) زيادة الطاقة الحركية الذاتية kinetic energy لكل من الإنزيم ومادة التفاعل .
- (٢) زيادة فرصة التصادم collision بين الإنزيم ومادة التفاعل - كنتيجة لزيادة معدل إثارته agitation برفع الحرارة .

وعند الاقتراب من درجة ٣٠° م - فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيم denaturation - تصبح أكثر وضوحاً في أثرها - ومن الجدير بالذكر أن التركيب الجزيئى المعقد للإنزيم - يشكل عاملاً أساسياً في نشاط التحفيز (النشاط التحليلي للإنزيم) ، وهذا التركيب يحتفظ بنموذجه المزد عن طريق العديد من الروابط الهيدروجينية الضعيفة - ويسبب رفع درجة الحرارة شد هذه الروابط وكسرها في النهاية - وتقطع إحدى هذه الروابط يسهل تقطيع الرابطة التى تليها ، وهكذا حتى لا يستطيع الإنزيم أن يحتفظ بتركيبه متكاملًا ويفقد قوته الحفزية أو التحليلية كاملاً ويحدث انهيار Collapse لتركيب الإنزيم برفع درجة الحرارة عن حد معين أو بالعوامل الأخرى التى تؤدي إلى تغير التركيب الإجمالى لجزء البروتين (تغير الطبيعة denaturation) أى فقد الخواص الطبيعية .

وقد الخواص الحفزية للإنزيم catalytic properties يكون خاداً نوعاً ما ، وفي

الأحوال النموذجية يبدأ هذا الفقد عند حوالى درجة ٣٠ م ويكون كاملاً عندما تقترب درجة الحرارة من ٦٠ م (لاحظ شكل ١٠ - ٤) .



شكل ١٠ - ٤ : التأثير النموذجى للدرجة الحرارة على تحفيز الإنزيم للفاعل

ويجب أن ندخل فى الاعتبار عامل الوقت عندما نناقش تأثير درجة الحرارة على معدل النشاط الإنزيمى .

فى شكل (١٠ - ٤) يمكن أن نلاحظ أن معدل التفاعل الإنزيمى يصل إلى أقصاه عند اقتراب درجة الحرارة من ٤٥ م - وعلى هذه الدرجة تبدأ عملية التحطيم للتركيب الجزيئى للإنزيم ، فإذا ترك التفاعل الإنزيمى على هذه الدرجة لأى فترة من الوقت ، يحدث هبوط تدريجى للنشاط الإنزيمى .

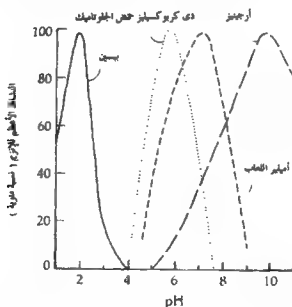
تركيز أيون الهيدروجين pH Hydrogen Ion Concentration

تحدث التغيرات فى درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) تغيراً فى طبيعة تركيب الإنزيم الجزيئى ، ويترتب على ذلك فقد نشاطه التحفيزى ، ولكن هذا لا يبدو أنه هو الأثر الأكبر لتركيز أيون الهيدروجين على التفاعلات الإنزيمية .

ومن الوجهة المثالية ، فإن لكل إنزيم درجة تركيز أيون هيدروجين مثل optimum

pH ، وحدث تغير على الجانب القلوى أو الحمضى لهذه الدرجة المثل يترتب عليه حدوث انحدار فى النشاط الإنزيمى ومن المعروف أن البروتينات تملك مجاميع أيونية ionic groups عديدة وهذه المجاميع الأيونية قد تكتسب أو تفقد شحنات تبعاً لتركيز أيون الهيدروجين الخاص ببيئتها المائية ، فإذا كانت هذه المجاميع المتأينة تشكل مجاميع فعالة functional أى تشكل جزءاً من المركز النشط للإنزيم - وأن تكوين مهقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يعتمد على الحالة الأيونية لهذه المجاميع ، لذلك فمن السهل أن نتخيل كيفية تأثير التغير فى درجة pH على درجة النشاط الإنزيمى ، هذا بالإضافة إلى أن مادة التفاعل . كما يحدث فى كثير من الأحوال تكون فى الحالة الأيونية لذا فهى تتأثر أيضاً بالتغير فى درجة الـ (pH) ، خصوصاً إذا كانت الحالة الأيونية لمادة التفاعل عاملاً مهماً لحدوث التفاعل - كذلك فإن الفعالية الكلية للحفز الإنزيمى يمكن توقعها على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .

ومن المناقشات السابقة نستطيع أن نستنتج أن الإنزيمات المختلفة لها مستويات مختلفة على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .



شكل ١٠ - ٥ : تأثير درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) على نشاط إنزيم البسين وأميليز اللعاب ، ودى كربوكسيليز حمض الجلوتاميك والأرجينيز

المثبطات Inhibitors

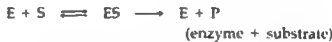
حيث أن الإنزيمات هي بروتينات - لذا فإنها تملك مجاميع فعالة مختلفة ولها المقدرة على التفاعل أيضاً مع العديد من المركبات الأخرى خلاف مادة التفاعل .

ويؤدي تفاعل الإنزيم مع المواد الأخرى خلاف مادة تفاعله العادية - إلى تغير في تركيب الإنزيم اللازم لنشاطه التحليلي أو الحفزي - وبذلك يقل النشاط الإنزيمي أو يوقف بالكامل .

والمثبطات الإنزيمية enzyme inhibitors إما أن تكون تنافسية (competitive) أو لا تنافسية (noncompetitive) ، وبعض الكيمائيين الحيويين يعتقدون بوجود نوع ثالث من المثبطات هي المثبطات عديمة التنافس (uncompetitive inhibitors) وهي تختلف قليلاً عن المثبطات اللاتنافسية ، ولكننا سنحدد مناقشاتنا للمثبطات التنافسية واللاتنافسية .

المثبطات التنافسية Competitive inhibitors

وهي تشابه من الوجهة التركيبية مع جزيئات مادة التفاعل وربما في بعض الحالات تحتل مراكز الإنزيم النشطة لذا فإن المعقد المتكون يكون قابلاً للانعكاس وغير نشط ولا تتكون نواتج التفاعل ، وبعبارة أخرى فإن المشابه التركيبي (structural analogs) يتنافس مع جزيء مادة التفاعل الطبيعية على مراكز الإنزيم النشطة ، وتسمى المواد التي تسلك مثل هذا الأسلوب بالمثبطات التنافسية (Competitive inhibitors) ويسمى تثبيط هذه المواد باسم التثبيط التنافسي Competitive .

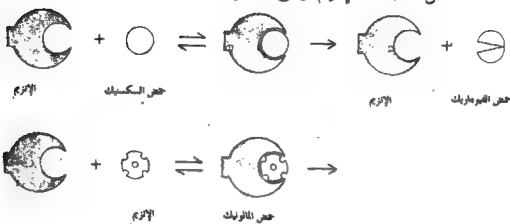


or



ويمكن التغلب على التثبيط التنافسي وذلك بزيادة تركيز مادة التفاعل حتى تُشغل جميع مراكز الإنزيم النشطة بها . وأحد الأمثلة التقليدية للتثبيط التنافسي هو تثبيط حمض المالونيك (malonic acid) لإنزيم ديهيدروجينيز حمض السكسينيك (Succinic acid dehydrogenase) ، وهذا الإنزيم يحفز تحويل حمض السكسينيك إلى حمض الفيوماريك (fumaric acid) ويتشابه المثبط (حمض المالونيك) بدرجة كبيرة في تركيبه الكيميائي مع

مادة التفاعل الطبيعية للإنزيم وهي حمض السكسينك

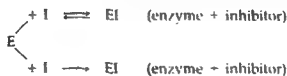


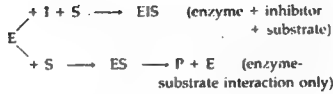
شكل ١٠ - ٦ : التثبيط التنافسي يشابه حمض المالمونيك في تركيبه مع حمض السكسينك لذلك يمكن أن يشغل مراكز الإنزيم الشغلة بدلاً من السكسينك

ويكون من نتيجة ذلك أن المثبط تكون له المقدرة على أن يشغل أو يحتل المركز النشط للإنزيم - وعلى هذا الأساس فإن حمض المالمونيك يكون مثبطاً تنافسياً حيث أن زيادة تركيز مادة التفاعل (حمض السكسينك) تؤدي إلى التغلب على تثبيط حمض المالمونيك (لاحظ شكل ١٠ - ٦)

المثبطات اللاتنافسية (noncompetitive inhibitors)

وعلى النقيض من المثبطات التنافسية ، فإن المثبطات اللاتنافسية لا تتنافس مع مادة التفاعل في حد ذاتها (per se) على مركز الإنزيم النشط ، وعلى هذا فإن التثبيط اللاتنافسي لا يمكن التغلب عليه كاملاً عن طريق زيادة تركيز مادة التفاعل ، وبصفة عامة فإن المثبط اللاتنافسي يتفاعل إما مع جزء من الإنزيم لا يشترك في النشاط التحليلي أو الحفزي (المركز النشط) وإما أن يتفاعل مع معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] ، وتكون العلاقة بين الإنزيم و مادة التفاعل و المثبط اللاتنافسي كالآتي :





وفي علاقة (الإنزيم - المثبط) - عادة ما يكون التثبيط بسبب تحويل تركيب الإنزيم والذي تكون نتيجته تعطيم مقدر أو قابلية الإنزيم ومادة التفاعل على أن يتفاعلا - أما في علاقة "الإنزيم - المثبط - مادة التفاعل"، فإن المثبط يصير مركب (الإنزيم - مادة التفاعل) غير نشط .

ملحوظة : ارجع إلى قائمة القراءات المقترحة للاطلاع على بعض كتب الكيمياء الحيوية الحديثة والتي تمد الدارس بمعلومات قيمة وعميقة عن حركية الإنزيمات ، والمثبطات - الألوستيرزم allosterism وتنظيم الإنزيمات enzyme regulation حيث أن هذه المراجع تخرج عن مجال هذا الكتاب .

الأسئلة

- ١٠ - ١ ما هو الإنزيم من الوجهة التركيبية والوظيفية؟
- ١٠ - ٢ على الرغم من أن اصطلاح التنشيط "activation" لا يستعمل عادة في الإشارة إلى مادة التفاعل - مالمذى يعنى بتنشيط مادة التفاعل ؟
- ١٠ - ٣ يستعمل اصطلاح تنشيط activation في العادة لعملية تنشيط الإنزيم - ماذا يعنى تنشيط الإنزيم ؟ هل يعلق الاصطلاح بطاقة التنشيط ؟ وضح .
- ١٠ - ٤ اشرح معنى الاصطلاحات : طاقة التنشيط energy of activation ، الصورة الوسيطة intermediate form (حالة الانتقال transition state) ، الناتج product وذلك فيما يخص بالتفاعلات التحفيزية للإنزيم enzyme catalyzed reaction .
- ١٠ - ٥ كيف يعمل الإنزيم لحفظ طاقة التنشيط لتفاعل معين ؟ وهل تلعب مادة التفاعل دوراً ما في تحويلها إلى الصورة الوسيطة خلال التفاعل الذى يحفزها الإنزيم ؟
- ١٠ - ٦ هل الإنزيمات متخصصة فقط لمواد معينة ؟ وضح .
- ١٠ - ٧ بين الأحداث التى يتوقع أن تحدث من معدل تكوين الناتج في تفاعل يحفزها الإنزيم ؟
- ١٠ - ٨ حدد ما يأتى:العوامل الغير عضوية المساعدة ، المجموعة المرتبطة ، الإنزيم المجرد ، القرين أو المرافق الإنزيمى ، والبروتين المرتبط .
- ١٠ - ٩ أذكر بعض المرافقات الإنزيمية - ما هو دور المرافقات الإنزيمية ؟ اعطى مثلاً في توضيحاتك - ما هي علاقة الفيتامينات بالمرافقات الإنزيمية ؟
- ١٠ - ١٠ يحدد نظام تقسيم الإنزيمات على نوع التفاعلات الكيميائية التى تحفزها . اعطى بعض الأمثلة (بالاسم) للتفاعلات الإنزيمية ؟ ما هي أسس الوسائل الجديدة لتقسيم الإنزيمات - ارجع إلى كتب الكيمياء الحيوية في حالة الضرورة .
- ١٠ - ١١ ما هي درجة توزيع أو تقسيم الإنزيمات في أجحة أو أماكن Compartmentalization في الخلايا النباتية ؟
- ١٠ - ١٢ أوصف العوامل التى تؤثر على معدل التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات ؟

قراءات مقترحة

- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Metzler, E.D. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Preiss, J., and T. Kosuge. 1976. Regulation of enzyme activity in metabolic pathways. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Smith, H., ed. 1977. *The Molecular Biology of Plant Cells*. Berkeley: University of California Press.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.



الكربوهيدرات^(١)

Carbohydrates



صورة إلكترونية دقيقة مجسمة لجزيئات النشا من خلايا أندوسوم النخلة . التكبير $\times 6000$

Courtesy of C.D. Boyer, The Pennsylvania State University.

مهداه من .

(١) كلمة كربوهيدرات Carbohydrates كلمة مشتقة من اللغة الإغريقية اللاتينية Græco- Latin وهى تعنى « الكربون المائى » ، "Watered-Carbon" وغير ترجمة عربية لها هو الكربوماتيات إلا أن اصطلاح كربوهيدرات شائع الاستخدام عربياً ولذلك سوف نستخدمه . جاء هذا الاصطلاح (الكربوهيدرات) عن طريق اللبس بين العلماء الأوائل حينما وضعوا نازعات الماء (مثل حمض H_2SO_4 المركز) على هذه المركبات فأدى ذلك إلى كربتتها لذلك فقد كان اعتقادهم بأنها عبارة عن كربون مائى وقد ثبت عدم صحة ذلك بالطبع فيما بعد إلا أن الاصطلاح ظل كما هو .



كما يدل الاصطلاح فإن الكربوهيدرات عبارة عن مجموعة من المواد العضوية محتوية على عناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين بنسبة ١ : ٢ : ١ بصفة عامة . إلا أن هذا التعريف اتسع ليشمل مركبات تحتوى على النتروجين والكبريت وكذلك المركبات التى لا تنطبق فيها بدقة نسبة ١ : ٢ : ١ لعناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين ، وبالتالي فإن الكربوهيدرات (الكربوماتيات) تعتبر الدهيدات عديدة الأيدروكسيل polyhydroxy aldehydes أو كيتونات عديدة الأيدروكسيل polyhydroxy ketones ومشتقاتها .

تعتبر الكربوهيدرات مهمة للنبات من عدة أوجه . أولاً : تمثل المواد الكربوهيدراتية وسيلة لتخزين الطاقة المتحولة من الضوء فى عملية التمثيل الضوئى - تلك الوظيفة التى تعتبر ذات أهمية قصوى لكل من النبات والحيوان . ثانياً : تعتبر المواد الكربوهيدراتية مكونات مهمة للأنسجة الدعامية التى تمكن النبات من النمو قائماً والتى قد يصل ارتفاعه فى بعض الأحيان إلى ٤٠٠٠ قدم . ثالثاً : تمد المواد الكربوهيدراتية النبات بالهياكل الكربونية اللازمة لبناء المركبات العضوية التى تكون النبات .

تقسيمها Their Classification

من الممكن تقسيمها على وجه التقريب إلى ثلاث فئات : وهى السكريات الأحادية monosaccharides^(١) وسكريات الأوليجو oligosaccharides^(٢) والسكريات العديدة polysaccharides^(٣) المجموعة الأولى وهى السكريات الأحادية والتى تعتبر أقل المواد الكربوهيدراتية تعقيداً لا تعطى عند تحليلها مائياً مواد كربوهيدراتية أبسط . وإذا تمسكنا بالتعريف الأصلى للكربوهيدرات (أى هيدرات الكربون hydrates of carbon) ، ففى هذه الحالة يجب أن نعتبر المركبات ثنائية الكربون مثل الفورمالدهيد formaldehyde وحمض الخليك acetic acid من ضمن المواد الكربوهيدراتية ، ولكن كما هو معروف فإن هذين المركبين ينقصهما بعض الخواص الكيماوية والطبيعية المرتبطة بالمواد الكربوهيدراتية . وتشكل السكريات الأحادية الوحدات النباتية للسكريات الأكثر تعقيداً مثل سكريات الأوليجو والسكريات العديدة . وسكريات الأوليجو تعتبر بسيطة

(١) المقطع mono (لائى) يعنى أحادى أو مفرد

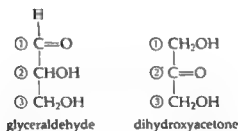
(٢) المقطع oligo كلمة يونانية تعنى القليل little or few

(٣) المقطع poly (لائى) يعنى عديد - وقد صُرب الكلمة فى جنتها : بالسكريات العديدة ،

نسبياً - حيث إنها تتكون من جزيئين أو أكثر من السكريات الأحادية والتي ترتبط مع بعضها بروابط جليكوسيدية glycosidic linkages (الروابط التساهمية بين السكريات) . على النقيض من ذلك فإن السكريات العديدة تكون جزيئاتها معقدة ذات أوزان جزيئية عالية وتتكون من عدد كبير من السكريات الأحادية مرتبطة مع بعضها من خلال الروابط الجليكوسيدية . والحدود الفاصلة بين سكريات الأوليجو والسكريات العديدة غير محددة تماماً ، حيث أننا يمكن أن نعتبر جزيئاً كبيراً من سكر الأوليجو من ضمن السكريات العديدة أو جزيئاً صغيراً من السكريات العديدة من ضمن سكريات الأوليجو .

السكريات الأحادية Monosaccharides

أبسط الكربوهيدرات الذائبة هي المركبات ثلاثية الكربون أى الدهيد الجليسرول (جليسرالدهيد glyceraldehyde) وثنائى أيدروكسيل الأستون (دى هيدروكسى أستون dihydroxyacetone)



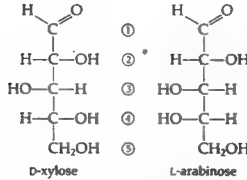
وتأمل المركبين السابقين يساعدنا على فهم الاصطلاحات العامة المستخدمة لوصف السكريات . فعلى سبيل المثال تقسم السكريات الأحادية تبعاً لعدد ذرات الكربون الموجودة فى الجزيء ، لذا فإننا نسمى الدهيد الجليسرول وثنائى أيدروكسيل الأستون بالسكريات الثلاثية (الكربون) (ترايوزات trioses)^(١) . لاحظ أيضاً فى هذين المركبين أن إحدى ذرات الكربون تحمل أوكسيجيناً كربونيل Carbonyloxygen ، الذى يوجد على ذرة الكربون الأولى لمركب الدهيد الجليسرول معطياً بذلك مجموعة ألدهيدية aldehyde group ، أو على ذرة الكربون الثانية فى مركب

(١) المقطع tri (لائى) يعنى ثلاثة

ثنائي أيدروكسيل الأسيتون معطياً بذلك مجموعة كيتونية keton group ، ولذلك فمن الممكن أن نميز بين المركبين ثلاثي الكربون بإطلاق اسم ألدوز aldose على الدهيد الجليسرول وإطلاق اسم كيتوز ketose على ثنائي أيدروكسيل الأسيتون . تُعرف مجموعتا الألدهيد والكيتون بالجميع المختزلة (reducing groups) ، وذلك بسبب قابليتها للأكسدة ببعض المركبات المعينة حيث تختزل هذه المركبات بدورها في التفاعل ، وتُسمى السكريات التي تحتوي على تلك المجموعتين (الألدهيد والكيتون) بالسكريات المختزلة reducing sugars .

البنتوزات Pentoses^(١)

هي سكريات لحماسية الكربون - ونادراً ما توجد على صورة ذائبة في الحالة الحرة في سيتوبلازم الخلية ، حيث أنها توجد بوفرة تماماً كمكونات لبعض الكربوهيدرات المعقدة في النبات . وهكذا فإن م - زيلوز D-xylose^(٢) ، ي - أرابينوز L-arabinose^(٣) يكونان موجودين في النبات كمكونين للزيلانات xylans والأربينات arabans على التوالي وهما سكريات عديدة كبيرة الحجم ذات وظيفة تركيبية في الجدار الخلوي .

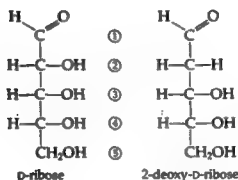


(١) (pentia) pent (لاتينية) تعني خمسة لذلك فقد تعرف عريضاً باسم السكريات الخماسية أو السكريات ذات الخمس ذرات كربون .

(٢) كلمة arabin تعني العربى - ويحده المناسبة فإن كلمة سكر (وسكريات) هي كلمة عربية أدخلها علماء العرب إلى اللغات اللاتينية المختلفة وقد عرفت بـ "saccharides" - أما كلمة xylo كلمة لاتينية تعني الخشب . Wood

(٣) الحرف D هو الحرف الأول من الكلمة اللاتينية dexter - وهي تعني اليميني أو على الجانب الأيمن - أما الحرف L فهي الحرف الأول من الكلمة اللاتينية levo أى اليسارى وللتمييز بينها عريضاً فيمكن اختصار كلمة يمينى (م) وكلمة يسارى (ي) حيث تشتركان في الحرف الأول د ي ،

بالإضافة إلى الزيلوز والأراينوز الخماسيان ، فإن سكريات م - ريبوز D-ribose ، ٢ - دى أوكسى - م - ريبوز 2-deoxy D-ribose الخماسيان يوجدان شائعين في النبات كأحد مكونات الأحماض النووية ، كما تحتوى مرافقات إنزيمية معينة هامة في تفاعلات نقل الأوكسيجين والمجموعات group transfer reactions تحتوى على م - ريبوز كمكون لتركيبها .



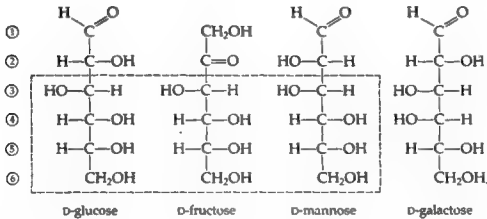
لاحظ التشابه الوثيق بينهما . وهذان البنترزان (الخماسيان) يختلفان فقط في المكونات حول ذرة الكربون الثانية ، فبدلاً من مجموعة الأيدروكسيل التى توجد على يمين ذرة الكربون الثانية في م - ريبوز ، توجد ذرة هيدروجين في سكر ٢ - دى أوكسى م - ريبوز (كلمة deoxy « دى أوكسى » تعنى بدون أوكسيجين) . وهذان السكران هما جزء من تركيب النيوكليوتيد للأحماض النووية .

الهكسوزات Hexoses^(١)

الهكسوزات هى سكريات سداسية الكربون . وهناك أربع سكريات هكسوزية وهى - م - جلوكوز D-glucose ، وم - فركتوز D-fructose ، وم - مانوز D-mannose ، وم - جالاکتوز D-galactose وتوجد هذه الهكسوزات إما كمكون للكربوهيدرات الأكثر تعقيداً أو على حالة حرة في الخلية ، وبصفة عامة فإن الجلوكوز والفركتوز هما فقط الهكسوزان الوحيدان اللذان يوجدان ذائبين على حالة حرة .

(١) المقطع hex hex (لاتينية) يعنى ستة فهى تعرف عريضاً بالسكريات سداسية الكربون أو ذى الست ذرات كربون

ويمكننا أن نلاحظ بسرعة الاختلافات التركيبية البسيطة بين الهكسوزات - ففي الثلاث هكسوزات الأولى توجد الاختلافات فقط حول ذرتي الكربون الأولى والثانية ، يختلف الفركتوز عن كل من الجلوكوز والمانوز في كونه سكر سداسي كيتوني بينما الآخرين ألدوزان - أما بقية ذرات الكربون الأربع الأخرى فلا يوجد حولها أى تغيرات وتكون متماثلة تماماً في السكريات الثلاثة . ويختلف الجالاكتوز عن الجلوكوز في موضع مجموعة الأيدروكسيل على ذرة الكربون الرابعة فقط .

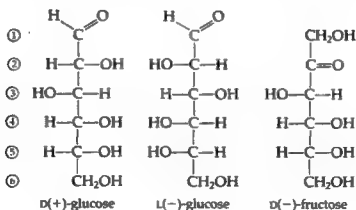


وتتميز الهكسوزات باحتوائها على ذرات كربون غير متماثلة asymmetric (تحتوى على أربع مجاميع إحلال مختلفة) وبذلك تسمح بوجود ثنائيات من المشابهات الفراغية diastereoisomers والتي تختلف في خواصها الفيزيائية والكيميائية والبيولوجية ، ولذلك فهي تعرف بأسماء مختلفة ألا وهي الجلوكوز والمانوز والجالاكتوز وهكذا . وهذه السكريات ربما يكون لها صورة مرآة (معكوسة) تعرف بإنعكاس المرآة (enantiomers)^(١) أو قد تعرف بالمشابهات الضوء عكسية) وهذه المشابهات لها نفس الخواص الفيزيائية فيما عدا الدوران البصرى أو الانحراف البصرى optical rotation ونحن نعنى بالانحراف أو الدوران البصرى تحول أو انحراف الضوء المستقطب polarized light النافذ خلال محاليل نقية من هذه المشابهات الضوئية إما أن يدور جهة اليسار أى يسارى الدوران (الانحراف) (levorotatory) وإما أن ينحرف أو يدور جهة اليمين أى يمينى الدوران أو الانحراف (dextrorotatory) معتمداً على صورة المرآة الموجودة .

(١) enantiomers هذا الاصطلاح يعنى وجود زوج من المركبات المتشابهة تركيبياً كلاً منهما ذا صورة مرآة معكوسة للآخر .

وبصفة تقليدية فإن الحرف المائل d أى م أو علامة (+) توضع قبل اسم السكر إذا كان الدوران يميني ، أما الحرف المائل l أو علامة (-) فتشير إلى الدوران اليساري (بالطبع للضوء المستقطب) . وبالتالي فإننا نجد م (+) جلوكوز ، و ل (-) جلوكوز glucose (-) l و glucose (+) d .

وبالرغم من استخدام م ، أو ل (-, d-or, l-) (+ or -) للدلالة بعض الشيء حول الصفات البصرية للسكريات ، إلا أنها لا تغطي أى معلومات عن التناسق Configuration حول مراكز عدم التناظر في الجزيء . وقد استنبط نظاماً آخر بنى على أساس الخواص التناسقية Configurational Properties بدلاً من الخواص الضوئية ، وذرة الكربون التي تستعمل كدليل أو مفتاح للرمز في هذا النظام هي ذرة الكربون الغير متناظرة ذات الرقم الأكبر ، ففي حالة الهكسوزات فإن هذه الذرة تكون رقم خمسة (بالطبع حيث أنها الأكبر رقماً في الترتيب) ، ويقال لمجموعة الأيدروكسيل المتصلة بهذه الذرة (رقم ٥) أنها إما في الوضع م (أى D) أو في الوضع ل (أى L) . وعندما نكتب التركيب الكيميائي لسكر ما على الورق ، فإننا نكتب الأيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ٥ على يمين السلسلة في حالة إذا كان الهكسوز م هكسوز (D-hexose) . أما في حالة سكر ل - هكسوز فإننا نكتب الأيدروكسيل على يسار السلسلة كما هو موضح في الصيغة التركيبية للجلوكوز والفركتوز ومن الناحية العملية فإن جميع السكريات التي وجدت في النبات هي من التناسق اليميني (م) D-Configuration . والحالة النادرة التي وجد فيها ل - جالانكوز L-galactose هو المكون لآجار agar .

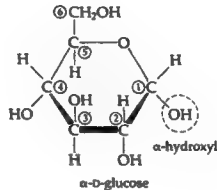
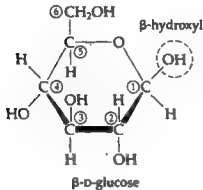


التركيب الحلقي Ring structure

أثناء مناقشتنا للكربوهيدرات ، فإننا اعتبرنا السكريات ذات تركيب ذى سلسلة

مستقيمة فقط ، إلا أنه في الحقيقة وجدت الكربوهيدرات على نطاق واسع في صورة دائرية أو حلقة cyclic or ring form . في سلسلة الكربون للجلوكوز توجد أربعة مراكز غير متناظرة (وهي الكربون رقم ٢ ، ٣ ، ٤ ، ٥) فإذا ما تقاربا كربوني رقم ١ ، ٥ بدرجة كبيرة ، كما يجب أن يحدث في المحلول ، فقد تتكون قطرة من الأوكسجين بين هذين الوضعين من الكربون ويكون نتيجة ذلك تكوين مجموعة أيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك ينشأ مركز جديد من عدم التناظر حول ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك فإن جزيء الجلوكوز الآن له خمس ذرات كربون غير متناظرة بدلاً من أربع ، ومجموعة الأيدروكسيل المتكونة الجديدة من الممكن أن تكون إما في الوضع ألفا أو α - أو في الوضع بيتا β على ذرة الكربون رقم ١ وبذلك تضيف مظهراً جديداً لتقسيمنا للكربوهيدرات .

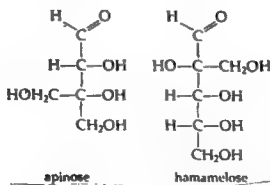
ويظهر في الشكل التالي سكريات [بيتا - جلوكوز β - D - glucose ، ألفا - م - جلوكوز α - D - glucose] تبعاً لتناسق هاورث Haworth configuration (أى التوزيع الفراغى الجسم Stereo chemical)



وعلى الرغم من أن ألفا - وبيتا - م - جلوكوز (α - and β - D - glucose) متشابهان تركيبياً بدرجة كبيرة ، إلا أنهما يختلفان في خواصهما الفيزيائية والكيميائية والبيولوجية . فمثلاً يكون بيتا - م - جلوكوز الوحدات التركيب بنائية للسليولوز Cellulose عديد سكارك الجدار الخلوى ذى التركيب الدعامى الواضح وظيفياً هنا ، بينما ألفا - م - جلوكوز يكون الوحدات البنائية لعديد السكارك ألا وهو النشا starch الذى يعتبر من أكثر المواد المخزنة شيوعاً في النبات .

السلسلة المتفرعة Branched chain

وجد في النباتات سكران أحاديان ذوى سلسلتين متفرعتين ذات منشأ طبيعي . إحداهما سكر خماسي الكربون يسمى أئينوز apinose ، أما الآخر فهو سكر سداسي الكربون يسمى هماملوز hamamelose (22) . ويوجد سكر الأئينوز في البقدونس (قد يُسمى أيضاً المقدونس parsley) ونبات خشب السهم arrowwood^(١) كمكون لثلاث جليكوسيدات مختلفة على الأقل . أظهرت الدراسات أن سكر الأئينوز واسع الانتشار في النباتات ، وفي بعض الحالات وجد هذا السكر بكميات كبيرة . والنباتات الأخرى التي تحتوي على سكر الأئينوز تشمل عدس الماء duckweed^(٢) ، والدفلة (أو الدفلى oleander) وحشيشة الثعبان (أو حشيشة الحنش eelgrass) .



واكتشف سكر هماملوز في بادىء الأمر من قلف شجرة « بندق الساحرة » witch hazel^(٣) حيث يوجد مختلطاً مع التانن tannin . قد أظهرت دراسات كل من شربنبرج Scherpenberg وجروينر Grobner وكاندلر Kandler (29) وكذلك دراسات سلمير Sellmaier وكاندلر Kandler (31) وجود سكر هماملوز على نطاق واسع في النباتات الراقية خاصة في أنواع جنس زهرة الربيع (البرميولا Primula)^(٤) .

(١) يتبع هذا النبات عائلة caprifoliaceae وبعض أجناسه تعبر شجيرات زيتية وأسيجة خضراء والاسم العلمى هو Viburnum dentatum وهو من النباتات السامة .

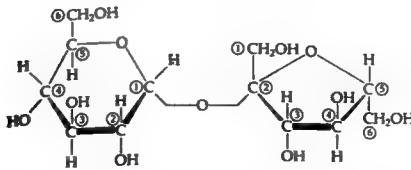
(٢) Species of Lemna وهو من عائلة Lemnaceae وهو شائع باسم عدس الماء في مصر أما ترجمة الاسم الانجليزى فهو تنى حشيشة البط أو عشب البط

(٣) يتبع هذا النبات العائلة البندقية Hamamelidaceae والاسم العلمى للنبات Hamamelis Virginiana وقد استمد اسم السكر « هماملوز » من اسم جنس هذا النبات وهو Hamamelis وعلى ذلك يمكن أن يعرف عربياً هذا السكر بسكر البندق .

(٤) يتبع هذا الجنس عائلة Primulaceae يوجد في مصر من هذا الجنس حقب القولة Primula boveana نبات برى كما توجد الأنواع الزهرية المنزوعة من أجل الزينة .

سكريات الأوليجو oligosaccharides

تصنف سكريات الأوليجو تبعاً لعدد وحدات السكريات الأحادية الموجودة في تركيبها - لذلك إذا احتوى سكر الأوليجو على وحدتين من السكريات الأحادية فإنه يسمى بالسكر الثنائي disaccharide - وإذا احتوى على ثلاث وحدات من السكريات الأحادية يسمى بالسكر الثلاثي trisaccharide وإذا احتوى على أربعة يسمى بالسكر الرباعي tetrasaccharide وهكذا . ويعتبر السكروز sucrose السكر الثنائي الأساسي في النباتات الراقية وينتج من تكتيف سكري الجلوكوز والفركتوز الأحاديين. - أى أثناء تكوين السكروز يرتبط الجلوكوز والفركتوز مع بعضهما البعض - ويؤدي هذا الارتباط إلى استبعاد عناصر الماء وتكوين السكروز . ويمثل السكروز سكر المائدة الشائع الاستعمال وله قيمة تجارية للإنسان - لذلك فنحن نقدر بدرجة كبيرة تلك النباتات التي تعطي أو تغل كمية كبيرة من السكروز مثل قصب السكر sugar cane وبنجر السكر sugar beet وعلى الرغم من أن سكر الجلوكوز والفركتوز من السكريات المختزلة - إلا أن السكروز ليس سكرأ مختزلاً - لأن المجموع المختزلة لكل من الجلوكوز والفركتوز تشترك في تكوين الرابطة التي تربطهما مع بعض لتكوين السكروز - أى أن قنطرة الأوكسجين oxygen bridge بين السكرين الأحاديين تتكون بين ذرة الكربون رقم (١) لسكر الجلوكوز وذرة الكربون رقم (٢) لسكر الفركتوز ويكون نتيجة ذلك هو التخلص من جميع الكربونيل الحرة free carbonyl groups الخاصة بكل من الجلوكوز والفركتوز - ويجب أن نلاحظ أيضاً من تركيب السكروز أن سكر الفركتوز يوجد على هيئة حلقة خماسية (أى حلقة الفيورانوز furanose ring) أما سكر الجلوكوز فيوجد على هيئة حلقة سداسية (حلقة البيرانوز pyranose ring) .

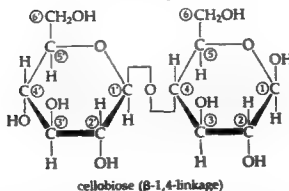
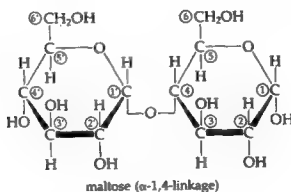


sucrose

ويعتبر السكروز الصورة الأساسية التي تنتقل عليها الكربوهيدرات في النباتات الراقية وفي السنوات الحديثة أثبتت هذه الحقيقة بوضوح باستخدام المواد ذات النشاط الإشعاعي .

وإذا سمح للنبات أن يقوم بعملية التمثيل الضوئي في جو من ثاني أكسيد الكربون المشع - فإننا نجد أن انتقال الكربون المشع من الأوراق بعد تمثيله يكون بصفة أساسية على صورة سكروز .

والسكريات الثنائية الأخرى التي لها أهمية فإنها في العادة تكون نواتج التحلل الجزئي أو التدريجي degradation للسكريات العديدة مثل النشا والسليولوز - فنجد مثلاً أن التحلل التدريجي أو الجزئي للنشا يعطي سكر « المالتوز »^(١) الثنائي والذي يتكون من جزئين من (م - جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعض برابطة (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4-linkage وتشير الأرقام هنا إلى ذرات الكربون المشتركة في الرابطة بين جزئي الجلوكوز . كذلك يعطي التحلل التدريجي أو الجزئي للسليولوز cellulose أو اللجنين lignin سكرًا ثنائيًا وهو سكر السلوبيوز cellobiose والذي يتكون من جزئين من (م - جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعضهما برابطة (بيتا ، ١ ، ٤) β -1,4-linkage . وعلى النقيض من السكروز فإن كل من سكر المالتوز maltose وسكر السلوبيوز cellobiose سكران مختزلان .



والسكريات الثلاثية trisaccharides الموجودة طبيعياً مثل جنتيانوز gentianose والرافينوز raffinose قد وُجدت في العديد من النباتات (22) - وعند تحليل الجنتيانوز تحليلاً مائياً

(١) قد يعرف باسم سكر الشمير

فإنه يعطى جزئيين من الجلوكوز وجزئياً واحداً من الفركتوز - بينما يعطى التحليل المائى لسكر الرافينوز سكرات الجلوكوز ، والفركتوز وجالكتور galactose ويجب أن نعرف بالذكر أن كلاً من الجنتيانوز والرافينوز سكران غير مختزلين . وتحتوى أوراق العديد من النباتات على كميات صغيرة من سكر الرافينوز - بينما توجد بكميات كبيرة في الأعضاء المخزنة storage organs مثل البنور حيث يترام أثناء نضج البنور ويستهلك أثناء الإنبات (22) . ويبدو أن فقد الماء من الأنسجة النباتية (كما يحدث عند تكوين البنور) يصاحب أو يلزم زيادة معدل بناء الرافينوز . ولقد وجد زمرمان Zimmerman (39, 40) سكرستاكيوز stachyose الرباعي السكارك tetrasaccharide في العديد من أنواع الأشجار ، ويعطى التحليل المائى لسكر ستاكيوز الرباعي سكرات الجلوكوز ، والفركتوز ، وجزئين من سكر الجلاكتوز ولقد أعطانا ويب وبيزى Webb & Burley (35) ملاحظة هامة وهى أن الإستاكيوز يشكل الصورة الأساسية للمواد الكربوهيدراتية المنقولة (أى التى تنتقل داخل النبات) بدلاً من السكروز في نباتات لسان العصفور الأبيض^(١) (Fraxinus americana) والقرع (Cucurbita pepo) ونبات الفيرباسكم^(٢) Verbascum thapsus

السكريات العديدة (عديدات السكارك) Polysaccharides

وتختلف السكريات العديدة polysaccharides عن سكرات الأوليجو oligosaccharides في أنها بالمرات (polymer) أو (جزيء كبير) ذات أوزان جزيئية عالية - تتكون من وحدات متكررة من السكريات الأحادية (مونومير) monomer (جزيء فردى أو أحادى) . وفي حالات عديدة فإن السكريات البسيطة التى ينتجها النبات تتحول إلى سكرات عديدة - ومن أكثر السكريات العديدة شيوعاً وانتشاراً النشا starch - وهو ناتج تخزينى في النبات والسليولوز وهو سكر تركيبى أو نسيجى يكون الجزء الأكبر من الجدار الخلوى . وفي النباتات الدنيقة مثل الطحالب algae والبكتريا bacteria والفطريات fungi توجد سكرات عديدة أخرى ذات وظيفة غذائية وتركيبية بالإضافة إلى النشا والسليولوز .

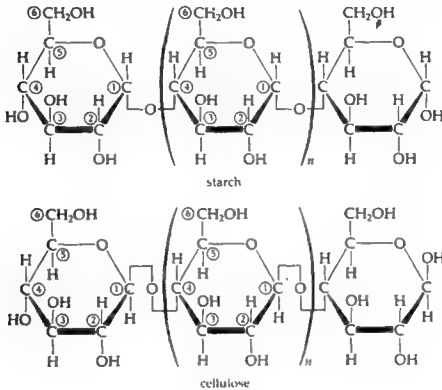
والنشا هو مركب ذو وزن جزيئى عالى يعطى عند تحليله تحليلاً مائياً كاملاً جزيئات ألفا

(١) يعرف بالإنجليزية أيضاً بـ white ash وهو من نباتات الأعمدات الصلبة يجمع عائلة Oleaceae .

(٢) يجمع هذه النبات عائلة حنك السبع Scrophulariaceae واسمه بالإنجليزية Common wallflower توجد منه في

مصر أنواع أخرى عديدة قد تعرف أحياناً بأسماء فلوجة مثل عودود - أو أذان العر - أو ودن الحمار .

م - جلوكوز فقط α -D-glucose والسليولوز ذو وزن جزيئي عالى أيضاً وعند تحليله تحليلاً مائياً كاملاً يعطى جزيئات بيتا - م - جلوكوز β -D-glucose ويختلف كل من هذين السكرين العديدين (النشا والسليولوز) - وكذلك السكريات العديدة بصفة عامة (مع بعض الاستثناءات) عن السكريات الأحادية وسكريات الأوليجو - في أنهم (السكريات العديدة) لا يذوبون في الماء وتقصصهم حلالة المذاق - والتركيب الجزيئي لكل من النشا والسليولوز موضح في الشكل التالى .

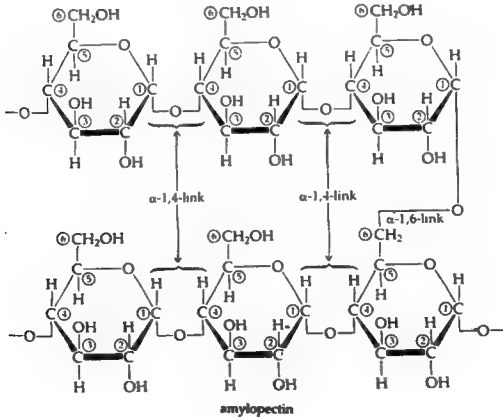


النشا Starch

يتحول معظم السكر الناتج من عملية التمثيل الضوئي إلى نشا والذي يتكون كحببيات نشا starch grains في البلاستيدات - وحببيات النشا تكون منتشرة الوجود بدرجة كبيرة في أعضاء التخزين مثل البذور ، والدرنات والأبصال حيث تعمل كغذاء مخزن احتياطي reserve nutrient ثمو وتطور النبات وتختلف حببيات النشا في الشكل والحجم من نبات إلى آخر وتكون حببيات النشا من الكبر بدرجة تكفى لتمييزها ميكروسكوبياً .

وعلى الرغم من أننا نعتقد بصفة عامة أن النشا يتكون من وحدات جلوكوز متبلعمة على شكل سلسلة مستقيمة - إلا أنه في الحقيقة يتكون من نوعين من السكريات العديدة

وهما الأميلوز amylose والأميلوبكتين amylopectin وكلاً من هذين السكرين العديدين يعطيان عند تحليلهما مائياً وحدات من ألفا - م - جلوكوز α -D-glucose . ويتكون الأميلوز من تيلمر وحدات جلوكوز على هيئة سلسلة مستقيمة أما الأميلوبكتين فهو جزئى متفرع branched molecule وتوجد روابط (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4 links فقط في جزئى الأميلوز - وعلى النقيض من ذلك فإن الأميلوبكتين يحتوى على روابط (ألفا ، ١ ، ٦) α -1,6 links وأحياناً يحتوى على روابط (ألفا ، ١ ، ٣) α -1,3-links هذا بالإضافة إلى روابط (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4 links - وبسبب هذا التركيب الأكثر تعقيداً فإن الأميلوبكتين يكون أقل ذوباناً في الماء من الأميلوز - ويمكن فصل الأميلوبكتين فصلاً جزئياً عن الأميلوز وذلك بالسماح للنشا أن يمكث في الماء لفترات طويلة . ويرجع اللون الأزرق الداكن الناتج عن إضافة اليود للنشا إلى وجود الأميلوز - ولكن يعطى الأميلوبكتين لوناً أحمر إلى أرجوانى مع اليود - ويوضح الشكل التالى روابط (ألفا ، ١ ، ٤) و (ألفا ، ١ ، ٦) في جزئى الأميلوبكتين .



السليولوز Cellulose

يتكون السليولوز من تيلمر وحدات من سكر الجلوكوز على هيئة سلسلة

مستقيمة - وترتبط وحدات الجلوكوز فيها برابطة (بيتا ١ ، ٤) β -1,4 links والسيلولوز ذو وزن جزيئى عالى - وهو المكون الأساسى للجدار الخلوى ، لذلك فهو أكثر ناتج طبيعى وفرة فى العالم ، وعندما يتكون الجدار الابتدائى فى الخلايا الجديدة فإنه يتكون تقريباً من ٢٠٪ سيلولوز ، أما الجزء الباقى فيتكون من سكرات عديدة غير سيلولوزية وكمية بسيطة من البروتين . وأثناء نضج الخلايا ترسب مادة الجدار الجديدة لتكوّن الجدار الثانوى ، ويتشبع الجدار الخلوى بمواد غير كربوهيدراتية مثل اللجنين lignin والسيوبرين Suberin أو الكيوتين cutin - هذا ويكون السيلولوز حوالى ٤٣٪ من الجدار الثانوى .

والسيلولوز مادة خاملة inert نسبياً - ويمكن أن يتحلل بالكامل بالمعاملات الكيميائية القاسية أو العنيفة فقط - فمثلاً يتحلل السيلولوز إلى الجلوكوز عندما يعامل بمحضر الكبريتيك المركز أو حمض الهيدروكلوريك المركز أو بالصودا الكالوية (أيدروكسيد الصوديوم) المركزة - والسيلولوز لا يذوب فى الماء ولكنه ممكن أن يذوب فى المحاليل الأمونيومية لأملاح النحاس . والسيلولوز لا يشكل أى قيمة غذائية مباشرة للإنسان وذلك لغياب الإنزيمات الهاضمة له مثل السيلوليز cellulase . وفى بعض الكائنات المعينة مثل الحيوانات المجتررة ruminants وبعض البكتريا والفحل الأبيض (الأرضة) termites وبروتوزوا معينة protozoa - فإن السيلولوز يُهضم إلى الجلوكوز وتكون له قيمة غذائية ممتازة . وبسبب نقص الإنزيمات الملائمة لتحليل السيلولوز فى النبات وكذلك بسبب أن السيلولوز له خصائص محددة - لذلك فإنه يكون ممتازاً للأغراض التركيبية أو البنائية structural purposes وعلى الرغم من أننا نفكر بصفة عامة فى القيمة التركيبية أو البنائية للسيلولوز بالنسبة للنبات إلا أننا يجب أن نأخذ فى الاعتبار قيمته البنائية أو التركيبية للإنسان فمنذ قبل فجر التاريخ خدمت خواص السيلولوز الإنسان جيداً خصوصاً فى أدواته التى شكلها وفى التركيبات أو البنيات التى بناها لتحمية من البيئة . وفى الواقع فإن السيلولوز لا يمثل فقط أكثر مادة عضوية متوفرة فى العالم ولكنه أيضاً من أكثر المركبات قيمة .

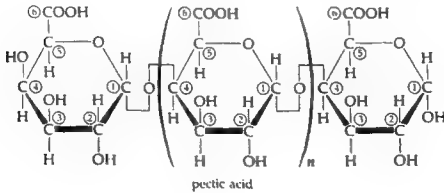
المركبات البكتينية Pectic Compounds

أمكن ملاحظة ثلاثة أنواع عامة من المواد البكتينية فى النباتات وهى حامض البكتيك pectic acid ومشتقين له وهما البكتين pectin والبكتين الأولي (البروتوبكتين) protopectin وتوجد المواد البكتينية بوفرة فى الصفائح الوسطية التى بين جدر الخلايا

عادة على صورة أملاح الكالسيوم أو المغنسيوم لحمض البكتيك ويوجد كذلك البكتين والبكتين الأولي (بروتوبكتين) كذلك في الصفيحة الوسطية . ويتكون حمض البكتيك النقي من سلسلة غير متفرعة بها حوالي ١٠٠ جزء من حمض (م - جالاكتورونك) D-galacturonic acid ترتبط مع بعضها برابطة (ألفا ، ١ ، ٤) α - 1,4 linkage .

والتحليل المائي الكامل لحمض البكتيك يعطى أو يحرق جزيئات حمض الجالاكتورونك - ويختلف حمض الجالاكتورونك عن سكر الجالاكتوروز galactose في ذرة الكربون رقم (٦) فقط حيث تكون مجموعة كربوكسيل (COOH-) بدلاً من مجموعة الكربونيل (CH₂OH-) التي في سكر الجالاكتوروز . وينوب حمض البكتيك في الماء ويمكن أن يترسب بأيونات الكالسيوم .

ويشبه البكتين pectin بدرجة كبيرة حمض البكتيك pectic acid والفرق الوحيد بينهما هو حلوث أسترة esterification (تكوين رابطة الأستر) لمجموع الكربوكسيل مع مجاميع الميثيل methyl groups في البكتين - ويكون البكتين محلولاً غروياً في الماء - يتحول إلى حالة الصلابة أو الجل gel بإضافة تركيزات خفيفة من الكحول أو تركيزات عالية من السكر . واستغلت مقدرة البكتين للتحويل إلى حالة الصلابة أو الجل تجارياً لتصنيع الأغذية الهلامية (الألمازية) Jellies



ويطلق اصطلاح البكتين الأولي أو البروتوبكتين protopectin على جميع المواد البكتينية الغير ذائبة insoluble - . وبسبب عدم ثبات البكتين الأولي (البروتوبكتين) - فلم يعزل هذا المركب بصورة نقية - وترتب على ذلك عدم معرفتنا الكثير عن تركيب وتكوين البكتين الأولي (البروتوبكتين) - على الرغم أنه يعتقد أن البروتوبكتين يكون جزيئاً

أكبر بكثير من حمض البكتيك والبكتين . ويتراكم البكتين الأولي (البروتوبكتين) بكميات كبيرة في بعض الثمار مثل التفاح والكمثرى . وأثناء نضج الثمار يتحول البكتين الأولي (البروتوبكتين) إلى مواد أكثر قابلية للذوبان وهي البكتين وحمض البكتيك . على الرغم من أن الرابطة (ألفا ، ١ ، ٤) بين أحماض الجلأكتورونك تكون موجودة في أغلب المواد البكتينية - إلا أنه يوجد تبلمر لبعض السكريات الغليسيرونية nonuronide sugars بكميات صغيرة - ولقد عزلت هذه السكريات الغليسيرونية أثناء تحليل المواد البكتينية مثل م . جالالكتوز D-galactose ، ي - أرابينوز L-arabinose ، ي - رامانوز L-rhamnose ، م - جلوكوز D-glucose ، [٢ - أ - ميثيل - ي فيوكوز] 2-O-methyl-L-fucose [٢ - أ - ميثيل - ي - زيلوز] methyl-L-xylose (9,38) 2-O-methyl-L-

البنتوزانات Pentosans

لقد وجدت بلمرات polymers من سكرات البنتوز (خمس ذرات كربون) في النباتات - ويوجد نوعان من البنتوزانات بصفة شائعة وهما الزيلان xylan والأرابان araban وعند تحليلهما يعطيان سكري الزيلوز xylose والأرابينوز arabinose على التوالي ويعتبر الزيلان xylan هو البنتوزان الأكثر شيوعاً وجوداً في النباتات ويعتبر مكوناً مهماً لمادة الجدار الخلوي الأساسية وتعتبر الزيلانات xylans بصفة عامة بلمرات صغيرة غير متفرعة تتكون من وحدات من م - زيلوز D-xylose مرتبطة مع بعض برابطة (بيتا ، ١ ، ٤) 1,4 links . ويوجد كذلك في تركيب الزيلان وحدات من سكرات أخرى مثل (ي - أرابينوز) L-arabinose - وكذلك ممكن أن يوجد وحدات من السكريات الحامضية مثل حمض جلوكورونك gluconic acid .

ويعتقد كذلك أن الأرابان araban عبارة عن بلمر صغير نسبياً ويتكون بصفة رئيسية من وحدات من ي - أرابينوز L-arabinose مرتبطة مع بعض برابطة (ألفا ، ١ ، ٥) 1,5-link . وعلى الرغم من أن سكر (ي - أرابينوز) يمثل السكر الأساسي الموجود في الأرابان araban - فإن بعض السكريات الأخرى مثل م - زيلوز D-xylose تكون موجودة أيضاً - ويوضح جدول (١١ - ١) التركيب الكيميائي للخشب نوعين من أشجار مغطاة البذور ونوع واحد من أشجار معراة البذور .

جدول ١١ - ١ : التركيب الكيماوي لخشب نوعين من أشجار منطقة البلوز ونوع واحد من أشجار منطقة البلوز - كل القيم مقدرة كنسبة مئوية من للخشب الجاف المستخلص .

Source : from T.E. Timell, 1965. In W.A. Cote, Jr., ed., Cellular Ultrastructure of Woody Plants. Syracuse, N.Y. Syracuse University Press. Reprinted by permission.

المكون Component	الاسفندان الأحمر* (Acer rubrum)	شمارل الورق (Betula papyrifera)	شوب بلسمي (Abies balsamea)
cellulose	45	42	42
lignin	24	19	29
glucuronoxylan	25	35	—
glucomannan	4	3	—
arabinoglucuronoxylan	—	—	9
galactoglucomanann	—	—	18
pectin, starch	2	1	2

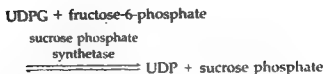
تمثيل وتحلل السكروز Synthesis and Degradation of Sucrose

تمثيل السكروز Sucrose Synthesis

يتضمن تمثيل السكروز على الأقل في النباتات الراقية مشاركة جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) - uridine diphosphate glucose - وأول ما اكتشف هذا المركب اكتشف في خلايا الخميرة (8) . ويحفز إنزيم تمثيل السكروز Sucrose synthetase نقل سكر الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) إلى سكر الفركتوز وفي بعض الأحيان يحدث تفاعل مماثل وهو نقل سكر الجلوكوز من (UDPG) جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات إلى سكر الفركتوز - ٦ فوسفات fructose-6-phosphate وهذا التفاعل يحفز إنزيم تمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase - كما يوضح التفاعلين كآتي :



* ملحوظة كل من النبات الأول والثاني من منطقة البلوز أما النبات الثالث أى الصوب البلسمي فهو من العائلة الصنوبرية pinaceae أى من معرات البلوز وجميعها نباتات أعشاب . فالنبات الأول الاسفندان الأحمر يبع العائلة الاسفندانية Aceraceae أما النبات الثاني شمارل الورق فهو يبع العائلة البندقية (Hameln F.) carylaceae



وفوسفات السكروز الناتجة في التفاعل الثاني يمكن أن تحمل بإنزيم الفوسفاتيز phosphatase لينتج السكروز . وليس من المعروف بالضبط إذا كان تمثيل السكروز عن طريق هذين المسلكين يتم في آن واحد أم لا في النباتات . وعلى العموم ، فقد لوحظ نشاط إنزيمي تمثيل السكروز sucrose synthelase وتمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase في العديد من النباتات . وتقتصر الأدلة والبراهين الحالية أن جزئ جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) يمثل أحد الملاح الرئيسية والضرورية للتمثيل الحيوى biosynthesis للسكروز في النباتات الراقية .

تحلل السكروز Sucrose Degradation

ويحفز إنزيم الإنفرتيز invertase تحليل السكروز معطياً بذلك سكراً الجلوكوز والفركتوز



ويعتقد أن هذا التفاعل يسير في اتجاه واحد unidirectional أى أن التحليل المائى يسير غالباً حتى نهايته - ويدل عزل إنزيم الإنفرتيز من الأنسجة النباتية المختلفة على أن المسلك الأساسى لتحليل السكروز في النباتات من الممكن أن يتم عن طريق نشاط هذا الإنزيم (الإنفرتيز) .

ومن المهم أن نتذكر أو نلاحظ أن حمض الجبريليك gibberellic acid وهو أحد منظمات النمو النباتية ، وجد أنه يشجع تخليق الأنفرتيز في العديد من أنظمة النمو النباتية المختلفة (11, 18, 25) وسناقش دور حمض الجبريليك في فسيولوجيا النبات في فصل لاحق .

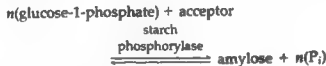
تخليق وتحلل النشا Synthesis and Degradation of Starch

تخليق النشا Starch Synthesis

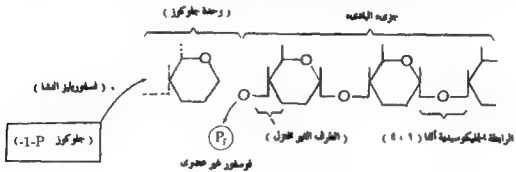
لقد تطورت دراسات أيض النشا starch metabolism في الخلية النباتية إلى موضوع معقد ومشوق . ولقد أمكن التوصل إلى استنتاج عام أو خلاصة عامة نتيجة للدراسات

العديدة التي أنجزت في هذا الموضوع وهي أن بناء النشا يخضع لتنظيم إنزيمات مختلفة بعضها له وظيفة بنائية وتحليلية ويعتمد هذا على الظروف أو الأحوال الذاتية المباشرة في مكان أو موضع التفاعل .

ولقد اكتشف هانز (16) Hanes إنزيم فسفوريلاز النشا starch phosphorylase في نباتات البسلة والبطاطس وأثبت نشاطه في أنابيب الاختبار in vitro - ولقد وجد هانز أنه في وجود سكر الجلوكوز - ١ - فوسفات وهذا الإنزيم (فسفوريلاز النشا) تكون بلمر polymer من جزيئات الجلوكوز - ووجد أيضاً الحاجة إلى جزيء باديء primer molecule أو مستقبل acceptor يتكون من ثلاثة جزيئات من الجلوكوز (maltotriose) وذلك لتكون سلسلة من عدد مثالي قدره عشرين من متبقيات سكر الجلوكوز glucose residues منظومة أو ملصومة مع بعض بروابط (ألفا ، ١ ، ٤) α - 1,4-linkages .



ويضاف الجلوكوز من الجلوكوز - ١ - فوسفات إلى الطرف الغير مختزل للبادئ أو المستقبل مكوناً بذلك الرابطة (ألفا ، ١ ، ٤) α - 1,4 link عند هذا الموضع (المكان) - أي أن إنزيم فسفوريلاز النشا يحفز إضافة وحدات الجلوكوز واحداً بواحد إلى الطرف الغير مختزل nonreducing end لجزيء الباديء أو المستقبل مكوناً بذلك سلسلة من جزيء الأميلوز amylose molecule (لاحظ شكل ١١ - ١) .



شكل ١١ - ١ : بناء جزيء الأميلوز عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى النهاية أو الطرف الغير مختزل لجزيء الباديء - وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوريلاز النشا .

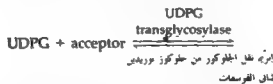
وكذلك أيضاً فإننا ممكن أن نعتبر إنزيم فسفوريلاز النشا إنزيمياً هدمياً degradative enzyme (19) - ففي وجود الفوسفور الغير عضوي - يحفز إنزيم فسفوريلاز النشا الإنشقاق

الفسفوري phosphoric acid cleavage للرابطة (ألفا ، ١ ، ٤) الخاصة بالأميلوز معطياً بذلك سكر الجلوكوز - ١ - فوسفات - وتعرف هذه العملية بالفسفرة phosphorolysis (التحليل الفسفوري) - ومن الجدير بالذكر أن الفسفرة (التحليل الفسفوري) تختلف عن التحليل المائي hydrolysis في أنها تتضمن توزيع عناصر حمض الفوسفوريك phosphoric acid بدلاً من عناصر الماء .

ويشجع عملية الفسفرة (التحليل الفسفوري) وجود تركيزات عالية من الفسفور الغير عضوى وارتفاع رقم (pH) - بينما يشجع انخفاض رقم pH ووجود تركيزات منخفضة من الفسفور الغير عضوى عملية التخليق - هذا ولقد عزل إنزيم فسفوريليز النشا من عدد من النباتات ويبدو أنه (الإنزيم) منتشر بصفة عامة (36) .

وهناك إنزيم آخر له المقدرة على تكوين الرابطة ألفا (١ ، ٤) عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى جزيء البادئ أو المستقبل وهو الإنزيم الناقل لجزيء الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG transglycosylase .

ولقد اكتشف هذا الإنزيم أولاً في الفاصوليا - النرة ، والبطاطس حيث يحفز نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG إلى جزيء البادئ أو المستقبل - هذا وجزيء البادئ يمكن أن يكون سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) أو ثلاث وحدات من الجلوكوز (مالتوتريوز maltotriose) أو أربع وحدات من الجلوكوز (مالتوتتروز maltotetrose) أو حتى جزيء نشا (27) . وفي حالة استعمال النشا كبادئ فإن وحدات الجلوكوز يمكن أن تضاف إلى كل من الأميلوز أو الأميلوبكتين - وهكذا فإن إنزيم نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG transglycosylase من الواضح أنه يحتاج إلى رابطة واحدة على الأقل من روابط ألفا (١ ، ٤) كالتى تكون موجودة في جزيء سكر المالتوز - حتى يحفز إضافة وحدات أخرى من الجلوكوز وتكوين روابط إضافية من ألفا (١ ، ٤) - α -1,4 linkages .



ويمكن أن يقوم السكروز بوظيفة المانح لسكر الجلوكوز glucose donor في عملية تخليق النشا . ولقد وجد أكازاوا Akazawa ، ومناميكافو Minamikawa وميوراتا(١١) murata أن تحضين incubation السكروز - (السكروز الموسوم $\text{sucrose-}^{14}\text{C}$ مع حبيبات

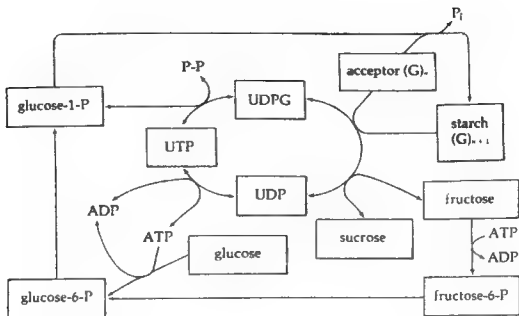
النشا واليوريدين ثنائى الفوسفات (UDP) - ترتب عليه انتقال كمية كبيرة من النشاط الإشعاعى أى ذرات الكربون الموسومة إلى النشا .

ولقد اقترح هؤلاء العلماء أن الجلوكوز الذى كان موجوداً فى السكروز الموسوم قد انتقل أولاً إلى جزيء يوريدين ثنائى الفوسفات (UDP) مكوناً بذلك جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) بطريقة عكسية لتخليق السكروز بعد ذلك ينتقل الجلوكوز من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) إلى النشا - ويوضح هذا المخطط أن الامداد الكافى المستمر من الجلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات يساعد على استمرار تخليق النشا .

وبعض المدلولات أدت إلى اقتراح أن مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) ممكن أن يلعب دوراً ثانوياً فقط فى تخليق النشا - ولقد أثبت ميوراتا Murata ومساعده (23, 24) أن مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (ADPG) قد استغل بكفاءة أعلى من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) فى تخليق النشا - ولقد دعم ذلك باكتشاف وجود مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (ADPG) كمركب طبيعى فى الأرز (23, 24) .

وفى ضوء المناقشات السابقة فإنه من الأصوب أو الأكثر ملائمة تسمية الإنزيم الناقل للجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات UDPG transglycosylase بإنزيم تخليق الأميلوز amylose synthetase وفى المخطط الموضح فى شكل (١١ - ٢) فإن جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات ممكن أن يستبدل بجزيء جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات . وما زال هناك إنزيم آخر وجد أنه يحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 glycosidic linkage ، ويسمى هذا الإنزيم (إنزيم د - D-enzyme - وأول من اكتشفه العالم بيت Peat ، وهيلان Whelan وريس Rees فى البطاطس (26) - ولقد وجدوا أن هذا الإنزيم يحفز النقل العكسى reversible transfer لوحدين أو أكثر من الجلوكوز من المالتو - دكسترين maltodextrin (سلسلة من الجلوكوز تتكون من أكثر من جزيئين مرتبطة مع بعض برابطة جليكوسيدية ألفا ١ ، ٤) إلى مستقبلات مختلفة .

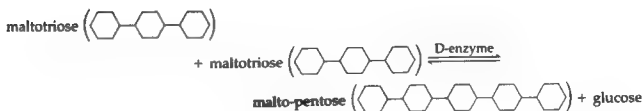
فإذا افترضنا وجود جزيء من المالتوترايوز maltotriose (ثلاث جزيئات من الجلوكوز) كمادة تفاعل للإنزيم (كإنزيم) وجزيء آخر من المالتو ترايوز كمستقبل acceptor - فإن إنزيم د D-enzyme يحفز تكوين المالتوبنتوز maltopentose - ويضيف



شكل ١١ - ٢ : تحليل النشا

From : T. Akazawa et al. 1964. *Plant Physiol.* 39 : 371

الإنزيم المالتو دكستريناز malt-dextrins إلى الطرف الغير مختزل لجزء المستقبل (لاحظ الشكل التالي) .



وقد لاحظ والكروهيان Walker & Whelan (34) أنه إذا أزيل الجلوكوز المتراكم في التفاعل السابق عن طريق بعض التفاعلات الأيضية - فإن إنزيم - د (D-enzyme) يبنى سلاسل من الأميلوز ذات أطوال بدرجة كافية - ويزال الجلوكوز مثلاً عن طريق فسفرته إذا توفر وجود إنزيم الهكسوكينيز Hexokinase وجزء ATP ومن الجدير بالذكر أن إنزيمات فسفوريلاز النشا starch phosphorylase ، ونقل الجلوكوز من

جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG (transglycosylase) أو إنزيم تخليق الأميلوز « amylose synthetase وإنزيم - D-enzyme كلها تحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) α 1,4- glycosidic link ويحتوى جزئ النشا أيضاً على روابط ألفا (١ ، ٦) جليكوسيد α -1,6 glycosidic links عند نقاط تفرعه .

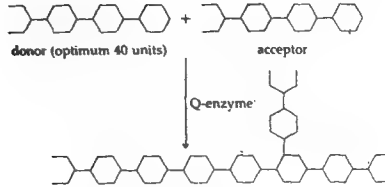
ولقد وجد أن مستخلص البطاطس يحتوى على إنزيم يُسمى (إنزيم - كيو) Q-enzyme له المقدرة على تكوين جزئ الأميلوبكتين مستخدماً في ذلك الأميلوز كمادة تفاعل .

وأول من عزل (إنزيم - كيو) Q enzyme من مستخلص البطاطس هو بوم Baum جيلبرت Gilbert (3) .

ويعتقد أن (إنزيم - كيو) Q. enzyme يحفز نقل سلاسل صغيرة من وحدات الجلوكوز من جزئ من نوع الأميلوز (ويُسمى الجزئ المانح) إلى جزئ مستقبل يتكون على الأقل من أربع وحدات من الجلوكوز مرتبطة بروابط جليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) - وتوصل tack السلاسل الصغيرة المنقولة بذرة الكربون رقم (٦) الخاصة بإحدى وحدات الجلوكوز في الجزئ المستقبل لتكون بذلك الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α -1,6- glycosidic link ويخلق النشا على الأرجح كنتيجة للنشاط المتزامن (لإنزيم - كيو) Q-enzyme وواحد أو أكثر من الإنزيمات المعروفة بتحفيزها لتكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) - وعلى أى حال فإن هذا الافتراض لم يثبت حتى الآن - ولم تتمكن من الإجابة على السؤال الخاص بكيفية تخليق كل من الأميلوز والأميلوبكتين معاً في نفس حبيبة النشا حتى الآن - وفي الحقيقة فإن تحضين (إنزيم - كيو) مع إنزيم فسفوريلاز النشا في نفس مخلوط التفاعل ينتج عنه تكوين مخلوط متفرع من السكريات العديدة فقط - ولا ينتج عنه تخليق أميلولوز وأميلوبكتين - وربما أن الأميلوز والأميلوبكتين يتغلغان في أماكن مختلفة على الحبيبة .

ومن المهم أن نلاحظ أن هناك على الأقل نبات واحد وهو اللبنة السكرية sweet corn لها المقدرة على بناء نوع من السكريات العديدة على نمط الجليكوجين glycogen-type polysaccharides ويسمى بالجليكوجين النباتي phytyloglycogen . هذا بجانب الأميلوز والأميلوبكتين (36) - ويشبه الجليكوجين النباتي الجليكوجين الحيواني في أنه ذو درجة عالية من التفرع أكثر من الأميلوبكتين . ويحتوى على العديد من الروابط الداخلية بين السلاسل . وحيث أن الإنزيمات التي نوقشت سابقاً ليس بمقدورها أن تفكك تفرعات

الجليكوجين - لذلك يبدو من الأرجح أن الذرة السكرية تملك إنزيمات إضافية لتتجزأ أو تقوم بهذه الوظيفة (19) .



تحلل النشا Starch Degradation

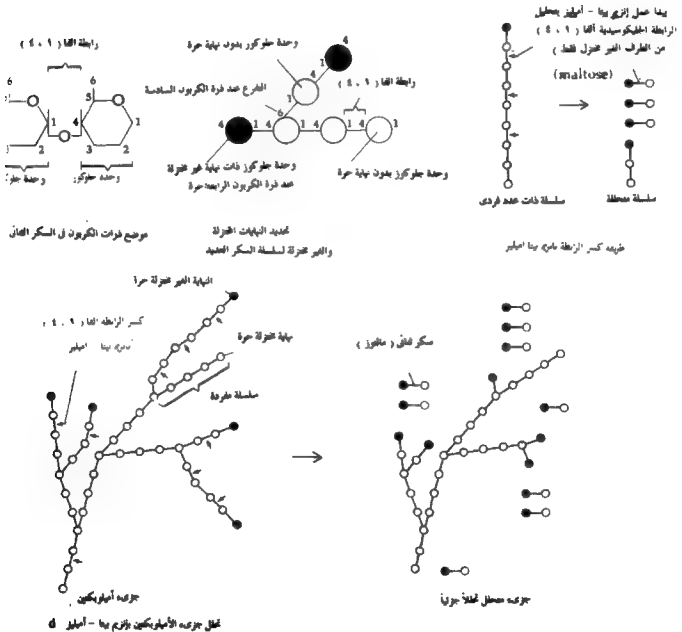
تعتبر إنزيمات ألفا وبيتا أميليز α - and β amylase ذات أهمية أساسية لتحليل النشا - ولقد وجدت الأميليزات omylases على نطاق واسع في مختلف النباتات - وتمثل أحسن وسيلة لتحرك mobilization الكربوهيدرات المخزنة والاحتياطية في النبات - والأميليزات هي إنزيمات تحليلية مائية hydrolytic enzymes تحفز إضافة عناصر الماء إلى الرابطة . الجليكو سيدية ألفا (١ ، ٤) .

وإنزيم بيتا - أميليز β - amylase - وهو يوجد بكثرة ووفرة في البذور أمكن عزله من العديد من النباتات - وتحضين هذا الإنزيم مع الأميلوز يترتب عليه التحليل الكامل للأميلوز إلى سكر المالتوز .

ويبدأ إنزيم بيتا - أميليز عمله التحليل من الطرف الغير مختزل لجزء الأميلوز الذي به عدد زوجي من وحدات الجلوكوز ويزيل البيتا - أميليز من هذا الطرف بالتتابع وحدات من المالتوز حتى يتم التحليل الكامل لجزء الأميلوز إلى سكر المالتوز - وإذا حدث وكان جزء الأميلوز يتكون من عدد فردي من وحدات الجلوكوز - فإن تحليل إنزيم البيتا - إميليز ينتج عنه تكوين سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) وجزء واحد من المالتوترايوز (ثلاث وحدات من الجلوكوز) maltotriose . ويمثل المالتوترايوز الثلاث جزيئات الطرفية من الجلوكوز للطرف المختزل من جزء الأميلوز .

وإذا حدث أن كان الجزء الذى يحلله الإنزيم أميلوبكتين - فإن إنزيم بيتا - أميليز يستطيع أن يبدأ عمله من النهاية أو الطرف الغير مختزل لكل فرع من تفرعات الجزء - ويزيل الإنزيم بالتتابع وحدات من سكر المالتوز حتى وحدتي الجلوكوز الخاصتين بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) والخاصة بنقطة التفرع - لاحظ شكل (١١ - ٣) .

ودلت دراسة نشاط كل من ألفا - أميليز والبيتا - أميليز α - and β - amylase أن أسلوب العمل made of action لكل منهما مختلف تماماً - فيزيل إنزيم بيتا - أميليز وحدات من سكر المالتوز واحداً تلو الآخر من الطرف الغير مختزل لسلسلة مكونة من



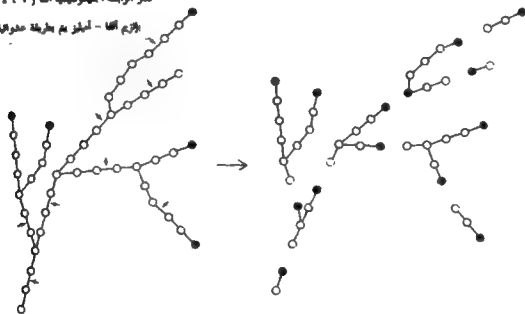
شكل ١١ - ٣ : تحليل الشا مائياً بإنزيم بيتا - أميليز

وحدات الجلوكوز - ينما يهاجم إنزيم ألفا - أميليز أى رابطة جليكوسيدية من نوع ألفا (٤ ، ١) بطريقة عشوائية على جزء النشا أى أن الإنزيم يمكنه أن يحلل الرابطة ألفا (٤ ، ١) عند كلا الطرفين أو في وسط الجزئ .

وإذا هاجم إنزيم ألفا - أميليز سلسلة متفرعة - فإن الإنزيم يحلل جميع الروابط الجليكوسيدية ألفا (٤ ، ١) α - 1,4 linkages حتى الثلاث وحدات الجلوكوز الخاصة بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (٦ ، ١) α - 1,6-linkage أى نقطة التفرع وهى مثلث من ثلاث وحدات جلوكوز - لذلك تكون نواتج نشاط إنزيم ألفا - أميليز على النشا هى أنواع مختلفة من دكستريانات وسكرات أوليجو (لاحظ شكل ١١ - ٤) .

كسر الرابطة الجليكوسيدية ألفا (٤ ، ١)

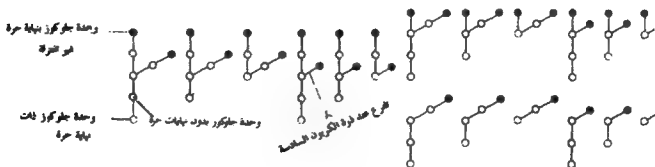
إنزيم ألفا - أميليز مع طريقة عشوائية .



جزءه الأميلويكتين

جزءه متصل تحللًا جزئيًا

٥. فصل عن الإنزيم ألفا - أميليز على جزءه الأميلويكتين .



٦. المركبات المحسنة للكسرين المحدود الناتج من تحليل الأميلويكتين .

شكل ١١ - ٤ : فصل (عمل) إنزيم ألفا - أميليز على الأميلويكتين

وبالإضافة إلى نشاط إنزيمات ألفا ، وبيتا - أميليز - فإن إنزيم فسفوريلاز النشا يمكنه أيضاً تحليل النشا عن طريق كسر الرابطة الجليكوسيدية مع دخول وحدة حمض فوسفوريك phosphorolytic cleavage للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ - ٤) α -1-4 glycosidic link وهكذا فإننا في مناقشاتنا السابقة لتحليل النشا starch degradation قد تناولنا التحليل المائي والتحليل الفسفوري hydrolysis and phosphorolysis للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) بإنزيمات ألفا وبيتا أميليز وفسفوريلاز النشا ولايم التحليل الكامل للأميلوبكتين بهذه المجموعة من الإنزيمات السابقة وذلك لوجود الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ - ٦) التي في نقاط التفرع . ولقد عزل « إنزيم - ر » « R-enzyme » من الفول broad bean والباطرس (17)- وكذلك عزل إنزيم أيزوأميليز isoamylase من الخميرة (20) - وكلا الإنزيمين هما المقدرة على تحليل الروابط الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α -1,6 glycosidic linkages ، أى أن هذين الإنزيمين متخصصان لتحليل الرابطة ألفا (١ ، ٦) ولا يحلان الرابطة ألفا (١ ، ٤) . وكما هو متوقع فإن نشاط إنزيمي ألفا وبيتا - أميليز في تحليل الأميلوبكتين تزيد إلى حد بعيد في وجود « إنزيم - ر » « R-enzyme » أو إنزيم الأميليز المشابة (أيزوأميليز) isoamylase . وباستثناء وجود سكر جلوكوز - ١ - فوسفات وهو ناتج تحليل النشا بإنزيم فسفوريلاز النشا - فإن أبسط مركب تحليلي ينتج كنتيجة لنشاط الإنزيمات السابقة في تحليل النشا هو سكر المالتوز ولكن سكر المالتوز ليس ميسوراً بسهولة للنبات . وحلت هذه المشكلة بإنزيم المالتيز maltase الذى له انتشار عام في النباتات ويوجد المالتيز maltase عادة ملازماً لإنزيمات الأميليز (15) - ويقوم بتحفيز تحليل الرابطة الجليكوسيدية لسكر المالتوز منتجاً جزيئين من سكر الجلوكوز .

وعلى ذلك فإن الصورة الكلية العامة لتخليق وتحليل النشا تدريجياً degradation تبدأ بالجلوكوز وتنتهى أيضاً بالجلوكوز - وتشارك في أيض أو تحولات النشا عدة إنزيمات - وأن النشاط المتوافق والمتناسق بين عدد من هذه الإنزيمات مع بعض مطلوبه لتخليق أو تحليل جزيء النشا .

بناء وتحلل السيلولوز Synthesis and Degradation of Cellulose

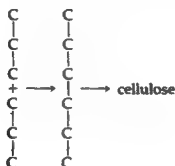
بناء السيلولوز Cellulose Synthesis

على خلاف أيض النشا - فإن معلوماتنا عن أيض أو تحولات السيلولوز محدودة

جداً - ومعظم معلوماتنا عن بناء السيلولوز جاءت نتيجة للدراسات التي أجريت على البكتريا المنتجة للسيلولوز من جنس أسيتوباكتر^(١) (*Acetobacter*)

وعندما غذيت مزارع الأسيتوباكتر *Acetobacter* بالنواتج الوسيطة الكربوهيدراتية المحتوية على كربون مشع ^{14}C كالجلوكوز مثلاً (جلوكوز - ^{14}C) - فإن الكربون المشع وجد في النهاية في السيلولوز - ومن الجدير بالذكر أن مصادر الكربون الأخرى بخلاف الجلوكوز ممكن أن تستغل كمرکبات وسيطة في بناء السيلولوز (6) - وهذا يؤدي إلى اقتراح أن هناك عدة إنزيمات أو مجموعة إنزيمات تشارك في عملية البناء - وبعبارة أخرى إذا أمدت بكتريا الأسيتوباكتر *Acetobacter* بمواد كربوهيدراتية بخلاف الجلوكوز (مثل المانيتول والجليسرين) - فإن الإنزيمات اللازمة لتحويل هذه الكربوهيدرات إلى جلوكوز لا بد أن تقوم بهذه العملية (التحويل) قبل أن يدمج كربون هذه المواد في السيلولوز .

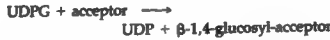
وإذا غذيت ($^{14}\text{COOH}$ -) بكتريا (*Acetobacter acetigemum*) بمحضر اللاكتيك المشع في مجموعة الكربوكسيل ($^{14}\text{COOH}$ -) فإننا نجد أن الكربون المشع أدمج في السيلولوز . وبمثل التوزيع المماثل للكربون المشع في وحدات الجلوكوز المكونة للسيلولوز على أن الجلوكوز يتكون نتيجة اندماج وحدتين من المركبات المحتوية على ثلاث ذرات كربون (5) .



وتتابعت الأدلة التي تقترح أنه على الرغم من أن جزيء الجلوكوز لا يعاني من أى انشقاق سابق - إلا أن عملية فسفرته قبل اندماجه في جزيء السيلولوز قد تكون ضرورية (30) وعملت تجارب مهمة وشيقة على احتمال مشاركة جزيء جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) في بناء السيلولوز كما هو الحال في بناء النشا - ولقد

وجد جلاسر Glaser (14) أن التحضيرات الإنزيمية المستقلة عن الخلية cell-free enzyme preparations والمحضرة من خلايا بكتريا (*A.xylinum*) لها المقدرة على بناء السليولوز في وجود الجلوكوز المشع في مركب جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات - ولكن استبدال الجلوكوز - ^{14}C المشع بدلاً من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات يعطى نتائج سلبية .

ولقد وجد أن بناء السليولوز في نظام يحتوي على جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات يزداد بدرجة ملحوظة بإضافة جزء مستقبل acceptor molecule (سللودكسترين) cellodextrin إلى مخلوط النظام .



والأبحاث الأكثر أهمية التي أجراها بروموند وجيبونز Brumond & Gibbons (7) - أقامت الدليل على أن المستحضر الإنزيمي المستقل عن الخلية free enzyme preparation والمحضرة من نبات الترمس *Lupinus albus*^(١) له المقدرة على بناء السليولوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات - وعلى الأقل في بعض الأحيان فإن تخليق السليولوز يبدو أنه مشابه لتخليق النشا - ويحتاج الأمر إلى أبحاث أكثر في هذه الوجهة من أوجه بناء السليولوز ولكن تبقى نظرية الجلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات ميكانيكية محتملة لاندماج الجلوكوز في سلسلة السليولوز (32)

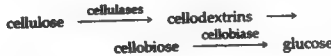
تحلل السليولوز Cellulose Degradation

ليست هناك حاجة للقول - أن تحلل السليولوز يشكل أحد الملامح الأساسية للبيئة في هذا العالم - وإذا كان تحلل السليولوز غير ممكن - فإن البيئة سوف تمتلئ بالنباتات الميتة وسيكون هناك استفاداً كبيراً لثاني أكسيد الكربون من الغلاف الجوي - ولقد أمدنا الله سبحانه وتعالى بأنواع مختلفة من الكائنات الحية الأقل رقياً والتي لها المقدرة على تحلل السليولوز وأهمها أنواع معينة من البكتريا والفطر . وتبعاً للدلائل المتاحة فإن التحليل الإنزيمي للسليولوز يتم عشوائياً على الرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) $\beta\text{-1,4 glycosidic linkage}$ ونجد أن جزء السليولوز يتحلل تدريجياً إلى سللودكسترينات

(١) الترمس المنزوع اسمه العلمي (*Lupinus albus*) وهو النوع المنزوع في مصر وبهذه المناسبة فإن كلمة (*Lupinus*) مشتقة من الكلمة اللاتينية (*lupus*) أى اللب لتحلل قاذبة النبات لإنهالك القبة أما كلمة (*albus*) فهي تعني الأبيض ولذلك فقد يعرف باسم الترمس الأبيض أو الترمس المصري Egyptian lupine

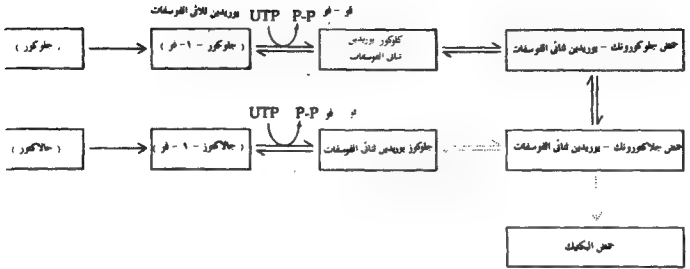
cellodextrins وفي النهاية يتحول إلى سلوبيوز cellobiose وهو سكر ثنائي يتكون من وحدتين من الجلوكوز - ومن الجدير بالذكر أن الإنزيمات المشتركة في التحليل العشوائي للسلوبولوز إلى سلوبيوز لم توصف وتحدد حتى الآن ولكنها جمعت تحت الاصطلاح العام وهو سلوبيوليز cellulase .

والرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) β -1,4-link الخاصة بالسلوبيوز cellobiose تتحلل مائياً بواسطة إنزيم السلوبيياز cellobiase .



بناء وتحلل المواد البكتينية Synthesis and Degradation of Pectic Substances

يعتقد بصفة عامة أن المسلك الأساسي لبناء المواد البكتينية يتم عن طريق جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) - ولقد دعم هذا الافتراض بالملاحظات التي وضحت أن كلاً من الجلوكوز والجالاكتوز galactose يشكلان مواداً جيدة لبناء حمض البكتيك - وأن كلاً من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) وجالاكتوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDP-galactose لهما قابلية التحول بسهولة إلى بعضهما البعض - ويوضح شكل (١١ - ٥) المسلك المحتمل الذي عن طريقه يمكن أن يتخلق حمض البكتيك - ومن هذا المسلك نستطيع أن نرى أن أيًا من الجلوكوز أو الجالاكتوز يمكنه أن يدخل في بناء حمض البكتيك - وكل التفاعلات المبينة أثبت حدوثها في النباتات فيما عدا إندماج حمض الجلاكورونك من حمض الجلاكورونك - يوريدين ثنائي الفوسفات في سلسلة حمض البكتيك - ومع ذلك فإن هذه الخطوات الأخيرة تبدو أنها افتراض منطقي خصوصاً في ضوء مشاركة جلوكوز - يوريدين ثنائي الفوسفات في تخليق السكريات العديدة polysaccharides الأخرى مثل النشا والسلولوز - وبجميع الميثيل methyl groups التي توجد في المواد البكتينية مؤسّرة (في صورة استر esterified) مع مجاميع الكربوكسيل الخاصة بوحيدات الجلاكورونك - ويعتقد أن هذه المجاميع يغذيها ويساهم بها الميثيونين methionine عن طريق مركب "كب - أدينوسيل - ميثيونين" S-adenosylmethionine - ولقد أقيم الدليل على أن مركب "كب - أدينوسيل - ميثيونين" نشط في نقل مجاميع الميثيل . والتحليل المائي للرابطة ألفا (١ ، ٤) الموجودة في المواد البكتينية يحفزها إنزيم بولي جلاكورونيز البكتين pectin polygalacturonase - أما التحليل



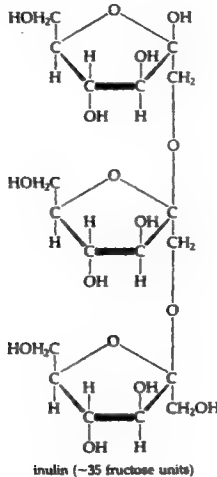
شكل ١١ - ٥ : المسلك المحصل لتخليق خشب البكتيك .

المائي الإنزيمى لروابط الأستر الميثيلية methylester bonds فيحفزه إنزيم ميثيل إستيريز البكتين pectin methyl esterase

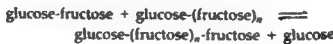
إنولين Inulin

قبل أن نترك مناقشة الكربوهيدرات - يجب أن نذكر الإنولين inulin وهي مادة مخزنة توجد بكثرة في نباتات العائلة المركبة والمصادر الجيدة للإنولين على وجه الخصوص هي درنات الداليا dahlia tubers والطرطوفة Serusalem artichoke والشيكوريا (الهندباء) chicory ويعتقد أن الأنولين عبارة عن بلمر غير متشعب unbranched polymer يتكون من ٣٥ وحدة من الفركتوز مرتبطة مع بعض برابطة بيتا - (١ ، ٢) - β -2,1-linkage ولكن يعطى التحليل المائي للإنولين كمية صغيرة من الجلوكوز - ويعتقد أن جزيء الأنولين يتوى على وحدتين من الجلوكوز أحدهما تكون في مكان ما في مركز جزيء الأنولين أما الأخرى فتوجد عند الطرف المختزل لسلسلة الجزيء معطية بذلك رابطة مشابهة لنوع الرابطة في سكر السكروز .

ويوضح الرسم التالي التركيب الجزيئي للإنيولين وفيه تظهر وحدات متكررة من متبقيات الفركتوز fructose residues - وتركت وحدتا الجلوكوز من أجل التبسيط .



وتقترح الدلائل المتاحة أن تخليق الإنيولين يتم عن طريق نقل سكر الفركتوز من جزيء السكر إلى جزيء مستقبل



ولقد وجدت الإنزيمات المحللة للرابطة بيتا (٢ ، ١) في الطرطوفة (11) ويبدو أن هذه الإنزيمات تقوم بعملها لنقل الإنيولين المخزن والذي يستخدم أثناء تزرع sprouting درنات الطرطوفة . واكتشف نوع آخر من السكريات العديدة القصيرة السلسلة يتكون من وحدات الفركتوز مرتبطة بصفة أساسية برابطة بيتا - (٢ ، ٦) B-2,6- linkage يوجد في العائلة النجيلية Graminal family وسميت هذه السكريات العديدة باسم ليفانات Levans وهي تشبه الإنيولين تنتهي بمتبقى السكر في إحدى نهايتها .

الأسئلة

- ١ - ١١ ما هو المعنى الواضح لاصطلاح الكربوهيدرات ؟
- ٢ - ١١ أذكر الثلاث فئات الكبرى للكربوهيدرات ؟ ما هي أسس كل فئة ؟ معطياً مثلاً لكل منها
- ٣ - ١١ ما هو تناسق هاورث Haworth للسكر ؟
- ٤ - ١١ إلى أي فئة من الفئات الأساسية للكربوهيدرات ينتمي كل من سكر الفا - م جلوكوز وبيتا - م - جلوكوز ؟ وفي أي من السكريات العديدة يوجد هذان السكران ؟ وما هي أوجه الخلاف بين هذه السكريات العديدة من الناحية الكيميائية والوظيفية وأماكن وجودها في الخلايا النباتية ؟
- ٥ - ١١ أذكر أسماء بعض سكريات الأوليجو الشائعة في النباتات وهل يمكنها الانتقال داخل النبات ؟
- ٦ - ١١ أذكر المادة الكيميائية التي تشكل المكون الأساسي للمركبات البكتينية - وهل هذه المادة كربوهيدراتية ؟ وأين يتفاعل الكالسيوم على جزيء البكتين ؟
- ٧ - ١١ أذكر أسماء بعض مكونات الخشب الكيميائية؟
- ٨ - ١١ أذكر أسماء بعض الإنزيمات المشاركة في تخليق النشا وما هو مكان وجودها في الخلية النباتية ؟
- ٩ - ١١ وضح خصائص التفاعلات التي يحفزها إنزيم ألفا - أميليز وبيتا - أميليز ؟
- ١٠ - ١١ ما هي إنزيمات السليوليزات cellulases - وهل تفتح الجلوكوز مباشرة - أم أن هناك إنزيمات أخرى تشترك في هذه العملية ؟

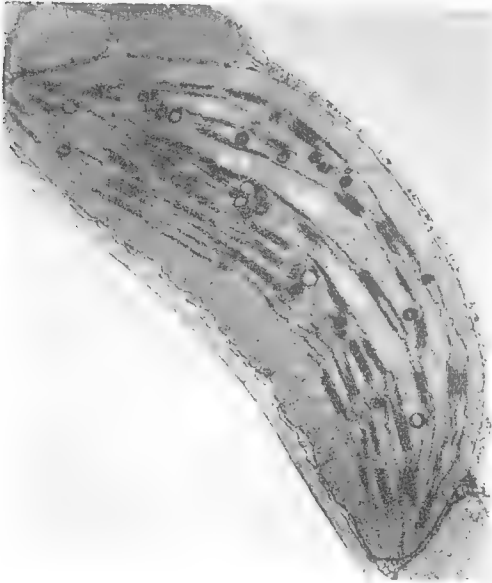
قراءات مقترحة

- Akazawa, T. 1976. Polysaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Dennis, D.T., and J.A. Miernyk. 1982. Compartmentation of nonphotosynthetic carbohydrate metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:27-50.
- Gander, J.E. 1976. Mono- and oligosaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Preiss, J. 1982. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:431-454.
- Robinson, T. 1967. *The Organic Constituents of Higher Plants*, 2nd ed. Minneapolis, Minn.: Burgess Publishing.
- Shannon, J.C. 1978. Physiological factors affecting starch accumulation in corn kernels. *Thirty-Third Ann. Corn and Sorghum Res. Conf.*
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



صبغات وتركيب جهاز التمثيل الضوئي

Pigments and Structure of Photosynthetic Apparatus



صورة إلكترونية دقيقة للبلاميدة الخضراء من ورقة الرسم الحجازي (*Medicago sativa*) المكبر ×

٢٢٨٠٠

Courtesy of R. Rafter, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.



يعتمد استمرار وجود النباتات ككائنات حية على كفاءتها في اصطلياد وتحويل ونقل وتخزين واستهلاك الطاقة - وتعتبر الشمس هي مصدر كل صور الطاقة في غلافنا الحيوى Biosphere - والنباتات الخضراء عن طريق جهاز التمثيل الضوئى المحكم والمتقن فإنها تمتص طاقة الضوء المرئى visible light وتحولها إلى : (١) طاقة كيميائية (فى الروابط الكيميائية) فى المركب الكيميائى الذى بالطاقة وهو أدينوزين ثلاثى الفوسفات (ATP) Adenosine triphosphate (٢) وإلى قوة اختزالية Reducing power فى صورة المرافق الإنزيمى المختزل نيكوتين أميد أدينين داي نيكليتيد فسفات Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH + H⁺) - وهذان المركبان يقودان التفاعلات المؤدية إلى تحويل ثانى أكسيد الكربون إلى المواد الكربوهيدراتية والتي تمثل مصدراً للطاقة فى الخلية وتشكل مواد خلم لتخليق البروتين والدهون والمركبات النباتية الأخرى . وتحدث عملية التمثيل الضوئى والتي نربطها عادة بإنتاج المواد الكربوهيدراتية ، فى جهاز التمثيل الضوئى (البلاستيدة الخضراء) وهو مجهز بطبقات معقدة من الأغشية والصبغات - ويأسر أو يصطاد الطاقة الضوئية ويحولها إلى طاقة كيميائية chemical energy - وسنبداً دراستنا لعملية التمثيل الضوئى بدراسة الصبغات التى تلعب دوراً فى هذه العملية وارتباطها بتركيب الأغشية أى أغشية التمثيل الضوئى photosynthetic membrane أو البلاستيدات الخضراء chloroplasts

الصبغات المشتركة فى عملية التمثيل الضوئى

Pigments Involved in Photosynthesis

من الصعب أن يتصور الإنسان أن توجد أو تنشأ الحياة بدون امتصاص وتحويل الطاقة الإشعاعية إلى طاقة كيميائية . لذا قال العالم جلاس Glass (23) أن الحياة هى ظاهرة كيميوضوئية والمركبات الأكثر أهمية "photochemical phenomenon" فى تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية فى النبات هى الصبغات التى توجد داخل البلاستيدات الخضراء (أو حاملات الصبغات "chromatophores") ويبدأ الضوء عملية التمثيل الضوئى من خلال هذه المكونات والعصيات .

صبغات الكلوروفيل (اليخضور) Chlorophyll Pigments ^(١)

تعتبر الكلوروفيلات ، تلك الصبغات الخضراء في النباتات ، من أهم الصبغات النشطة في عملية التمثيل الضوئي . ويمكننا تمييز تسعة أنواع منها على الأقل هي : كلوروفيلات أ ، ب ، ج ، د ، هـ (chlorophyll, a, b, c, d, and e) ، والكلوروفيلات البكتيرية (bacteriochlorophylls a and 6) وكلوروفيلات الكلورويوم ^(٢) ٦٥٠ ، ٦٦٠ (Chlorobium chlorophylls 650 and 660) (2, 14) .

ويعتبر كلاً من كلوروفيل أ ، ب من أكثرها معرفة وسيادة ويوجدان في جميع الكائنات ذاتية التغذية autotrophic organisms فيما عدا البكتيريا المحتوية على الصبغات pigment-Containing bacteria ومن الجدير بالذكر أن كلوروفيل ب لا يوجد في كل من الخضراء المزرققة والبنية والحمراء - ولون كلوروفيل أ اخضر مزرق اما كلوروفيل ب فإن لونه اخضر مصفر . وتوجد كلوروفيلات ج ، د ، هـ فقط في الطحالب وتكون مختلطة مع كلوروفيل أ . أما الكلوروفيل البكتيري أ ، ب ، وكلوروفيل الكلورويوم فتوجد في بكتيريا « الضوء تمثيلية » photosynthetic bacteria .

يتרכب جزئ كلوروفيل أ ^(٣) من حلقة بورفيرين ^(٤) porphyrin ring ، ومن المعروف أن البورفيرين يتكون من أربع حلقات من البيرول cyclictetrapyrrolic ، وتحتوي في وسطها على ذرة مغنسيوم وتمتد من إحدى حلقات البيرول الأربع سلسلة كحول الفيتول ^(٥) phytol chain . والرمز الكيميائي العام للكلوروفيل هو $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ أما تركيبه الجزيئي فيظهر في شكل ١٢ - ١ .

(١) Chlorophyll كلمة لاتينية ذات مقطعين : الأول Chloero وتعني الأخضر الضوئي (أى الساطع) light green ، والمقطع الثاني phyty تعني الورقة leaf وبالتالي إذا ما نسخت عريباً فإنه يمكن أن يقال عنها « أخضر الورقة » ، إلا أن علماء اللغة العربية في الجمع النحوي اتفقوا على تسميته باليخضور أما الشائع بين المشتغلين بعلم النبات فهو الكلوروفيل منسوخاً عن اللاتينية (لذلك وجب التبره) .

(٢) إحدى أجناس البكتيريا التي يصح Scleromycetum واسم الجنس يعنى عريباً البكتيريا للون .

(٣) يشابه كلوروفيل ب نفس التركيب عدا بعض الاختلافات الطفيفة (أنظر شكل ١٢ - ١)

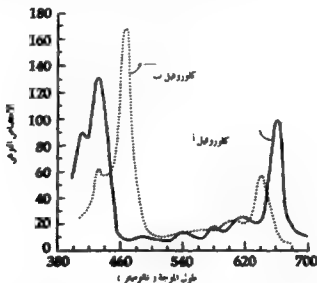
(٤) حلقة البورفيرين حلقة مركبة من حلقات أى أنها حلقة مركبة وليست بسيطة وحلقة البيرول رمزها العام له يدعى د أما الحلقة المركبة والتي تعرف بالبورفيرين porphyrine فهي كلمة يونانية تعني الأرجواني purple « وأن العديد من هذه المركبات التي تحوى على هذه الحلقة يكون لونها أحر أرجواني red-purple »

(٥) لقد عرف باسم مجموعة القهمل phytol group وكلمة (a) phytol كلمة يونانية تعني النبات أى المجموعة النباتية تيمناً عن هيموجلوبين الدم

وترتبط سلسلة الفيتول برابطة استر (ester) مع مجموعة الكربوكسيل لذرة الكربون السابعة في حلقة البورفيرين. ويتكون كحول الفيتول من سلسلة طويلة كارهة للماء Hydrophobic chain تحوى على رابطة زوجية واحدة. ويحتقد أن الفيتول ينتج بنفس طريقة الكحوليات الأهمية للكروتين وربما يكون مشتقاً من فيتامين أ (Vitamin A) ويمتد الفيتول إلى داخل أغشية البلاستيدات الخضراء ويتفاعل مع جزيئات الدهن الكارهة للماء. والفرق بين كلوروفيل أ، ب يتركز في ذرة الكربون الثالثة من حلقة البورفيرين - حيث يتصل بها مجموعة ميثيل (CH_3) في كلوروفيل أ، أما في كلوروفيل ب فيتصل بها مجموعة ألدهيد ($\text{HC}=\text{O}$).

وبالإضافة إلى هذه الفروق الكيميائية البسيطة توجد فروق أخرى في أطيف الامتصاص Absorption spectra - وطيف الامتصاص هو قياس لدرجة امتصاص المادة للضوء ذي الألوان المختلفة، أى ذو أطوال الموجات المختلفة. وطيف الامتصاص يدل على العلاقة بين الامتصاص Absorbance - والذي قد يعبر عنه بالحرف (A) أو الكثافة الضوئية Optical density (OD) أو Absorption أو الامتصاص النوعى specific absorption أو الانطفاء extinction - وبين طول الموجة الضوئية wavelength المقطرة بالنانومتر^(١) (nm). وحيث أن طيف الامتصاص يعتمد على التركيب الأليكترونى الخاص للمادة وبالتالي خواص الامتصاص الضوئية للمادة، لذلك فقد استخدمه العلماء بدرجة كبيرة من الدقة واعتمدوا عليه في الكشف عن المواد المختلفة.

ويوضح شكل (١٢ - ٢) أطيف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ، ب كما قدر بجهاز الأسبكتروفوتوميتر Spectrophotometer أى جهاز قياس الأطيف الضوئية.



شكل ١٢ - ٢: أطيف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ، ب المستخلص بالأكو (ملاحظات أثرية) ether

Reprinted from Botanical Gazette 102:463 by F. Zacharic and C. Comer by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1941 The University of Chicago Press.

(١) النانومتر وحدة قياس طولية تعادل ١/١٠٠٠ من الميكرون أو ١/١٠٠٠٠٠٠ من المتر.

يُظهر كل من كلوروفيل أ و ب دروات امتصاص Absorption maxima في المنطقة الزرقاء - البنفسجية والمنطقة الحمراء البرتقالية من الطيف المرئي أو المنظور visible spectrum . لاحظ أن أقل امتصاص لكل من كلوروفيل أ و ب يكون أو يحدث في المنطقة الخضراء والصفراء أى الموجات من ٥٠٠ - ٦٠٠ نانومتر . وتعطى أطياف الامتصاص دليلاً غير مباشر وإشارة أو مغزى لأطوال الموجات الضوئية التى تمتص وتكون فعالة في عملية التمثيل الضوئى .

وأطياف الامتصاص التى ذكرناها سابقاً تختص بمستخلص الكلوروفيل في المذيبات العضوية - وتختلف أطياف الامتصاص للكلوروفيل عند قياسها أو تقديرها في الأوراق الحية In vivo في مكانه وموضعه الطبيعي - كذلك تختلف أطياف الامتصاص للكلوروفيلات تبعاً للمذيب المستخدم في الاستخلاص - كذلك تختلف ذروات الامتصاص absorption peaks بوضع نانومترات تبعاً لمصدر الكلوروفيل المستخلص من الأنواع النباتية المختلفة .

تمثيل الكلوروفيل Chlorophyll Synthesis

لم يستطع العلماء حتى الآن أن يحسموا بطريقة قاطعة كيفية تخليق الكلوروفيل ومركبات بورفيرين الحديد iron porphyrin داخل الخلايا الحية ولكن على أية حال فإن دراسات العديد من الباحثين على أبيض مركبات الهيم Heme والكلوروفيل - وعلى خطوات البناء الحيوى لمركبات البورفيرين قد كشفت عن العديد من خطوات هذه المركبات ذات الأهمية العظمى .

ويوجد اتفاق عام بين العلماء على أن أولى خطوات البناء الحيوى للكلوروفيل تبدأ بالمرافق الإنزيمى أ - لحمض السكسينيك أو هـ سكسينيل كواينزيم أ "Succinyl CoA" وهو أحد مركبات دورة كربس الوسطية - بتكاثفه مع الحمض الأمينى الجلوسين glycine - ويتكاثف هذان المركبان ويعطيان مركباً غير ثابت هو حمض ألفا أمينو - بيتا كيتو أدليك α -amino β keto adipic acid . ويحدث لهذا الحمض نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation فيعطى حمض جاما - أمينو ليفولينيك δ amino levulinic acid ويلزم لحدوث هذا التفاعل توفر المرافق الإنزيمى فوسفات البيرويدوكسين pyridoxal phosphate (بيريدوكسال فوسفات) وإنزيم بناء حمض جاما - أمينو ليفولينيك (21, 31) أو δ -amino levulinic acid synthetase . ومن الجدير بالذكر أن هناك دليلاً قوياً على أن الضوء يلعب دوراً ما في تخليق هذا الحمض أى أن التخليق يتم عن

طريق وساطة الضوء . وبعد هذه الخطوة السابقة يتم تكتيف Condensation جزئيين من حمض جاما - أمينو ليفيولينيك في وجود الإنزيم الخاص بنزع الهيدروجين من الحمض وهو دى هيدروجينيز حمض جاما - أمينوليفيولينك - δ - amino levulinic acid dehydrogenase فيتكون مركب يوروفيرينوجين porphobilinogen وهو مركب وحيد البرول monopyrrol وفي هذا التفاعل يتم فقد جزئين من الماء - ولقد أثبت العلماء وجود هذا التفاعل التكتيفي في مستخلصات طحلب الكلوريللا chlorella وأوراق السباغ (25) ومستخلصات أوراق الشعر النامية في الظلام أى ذات الشحوب الظلامي (26) etiolated وكذلك أوراق الفاصوليا (33) .

وبعد الخطوة السابقة يتم تخليق مركب يوروفيرينوجين - ٣ أى Uroporphyrinogen-III من أربع جزيئات من مركب يوروفيرينوجين - يقوم بهذا التفاعل إنزيم إنزيم تخليق يوروفيرينوجين Uroporphyrinogen Synthetase وإنزيم تخليق يوروفيرينوجين - ٣ المعاون أو المرافق Uroporphyrinogen-III-Cosynthetase ولقد اكتشف هذان الإنزيمان وكذلك مركب يوروفيرينوجين - ٣ في العديد من المواد النباتية (9) .

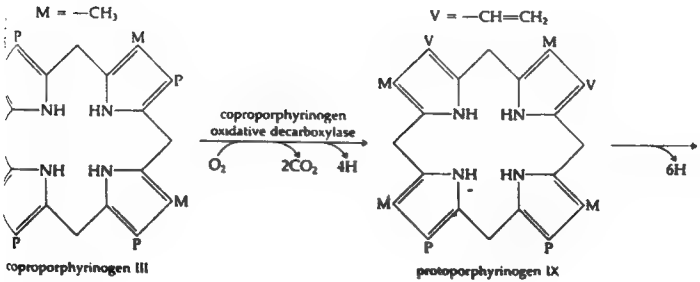
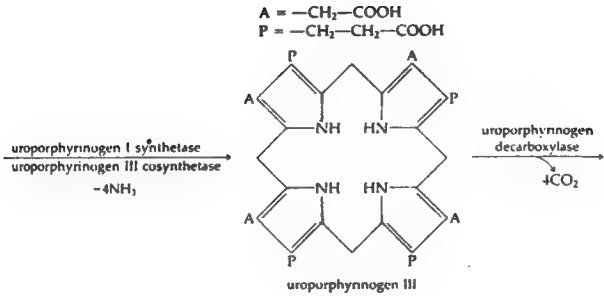
بعد ذلك يقوم إنزيم نزع مجموعة الكربوكسيل الخاص Uroporphyrinogen decarboxylase بنزع مجموعة الكربوكسيل من الأربع مركبات حمض الخليك من المركب الأخير وهو يوروفيرينوجين - ٣ فينتج مركب كوبرو يوروفيرينوجين - ٣ أى Coproporphyrinogen-III وهذا المركب تحت الظروف الهوائية وفي وجود إنزيم الأكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل الخاص وهو Coproporphyrinogen Oxidative يعطى مركب بروتوبورفيرينوجين - ٤ protoporphyrinogen IX والذي بأكسدته يتم الحصول على مركب البورفيرين - ٤ الأولى أى protoporphyrin IX البروتوبورفيرين - ٤ « وهذا المركب يرتبط بالمغنسيوم ويعطى مركب [مغ - بروتوبورفيرين - ٤] Mg- protoporphyrin- IX « ويقوم إنزيم الاستريز الخاص وهو Mg- protoporphyrin methyl esterase فيتكون مركب [استر وحيد الميثيل كمركب المغنسيوم - بروتوبورفيرين - ٤] أى Mg- protoporphyrin IX monomethyl ester ويعتقد أن المانغ donor لمجموعة الميثيل في هذا التفاعل هو مركب [كب - أدينوسيل - ميثونين] S- adenosyl methionine أما الخطوات التالية بعد ذلك والمؤدية لتخليق الكلوروفيل تشمل تحويل مركب Mg- protoporphyrin IX monomethyl ester إلى مركب البروتوكلوروفيليد أو الكلوروفيليد الأولى protochlorophyllide .

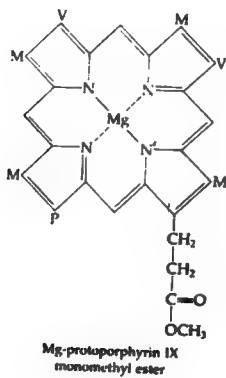
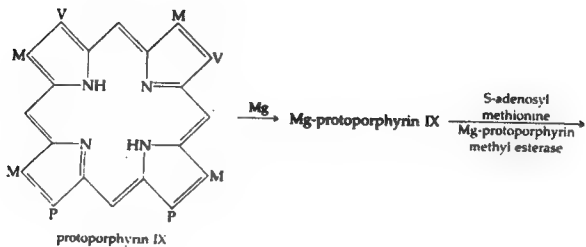
ومن الجدير بالذكر أن الكلوروفيل لا يتم تخليقه في بادرات النباتات مغطاة البنور *angiosperm* إذا أنبتت ونمت في الظلام (شحوب ظلامي *etiolated*) ويكون اللون السائد في هذه النباتات ذات الشحوب الظلامي الأصفر المخضر ويعزى ذلك لوجود الكلوروتويدات مختلطة بكميات مختلفة من الكلوروفيليد الأول والكلوروفيل الأولي *protochlorophyllide & protochlorophyll*.

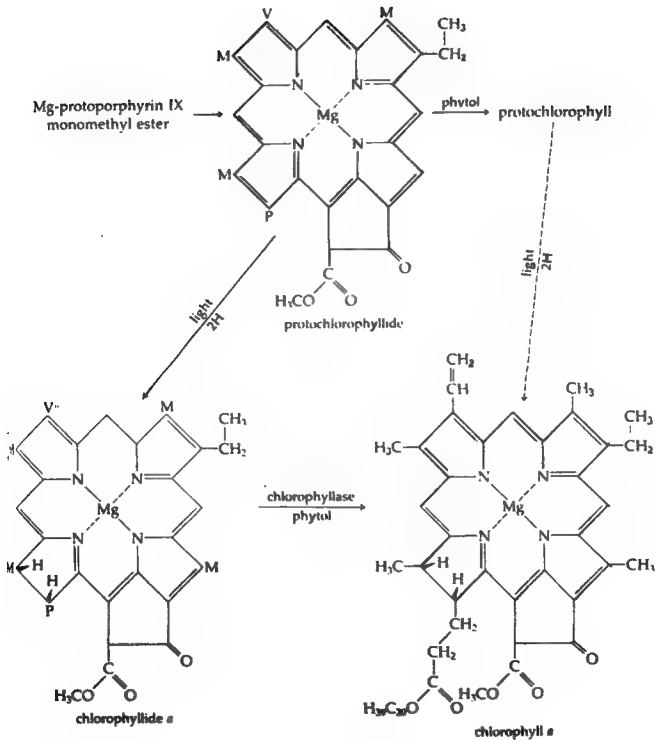
والخطوة التالية في تخليق الكلوروفيل هي إضافة كحول الفيتول إلى مركب الكلوروفيليد الأولي فيتكون الكلوروفيل الأولي أو البروتوكلوروفيل والذي يعتبر المنشأ الوسطى *immediate precursor* لكلوروفيل - أ وتوجد أدلة مقنعة أخرى تدل على أن المنشأ المباشر لكلوروفيل - أ هو مركب كلوروفيليد - أ أي *chlorophyllid a* وأظهر العديد من الباحثين (1, 19, 20, 42, 57) أنه عند تعريض بادرات النباتات ذات الشحوب الظلامي للضوء فإن البروتوكلوروفيليد يختزل ضوئياً ويتكون مركب كلوروفيليد - أ (*chlorophyllide a*) - لاحظ أن الاختزال الضوئي يتم عن طريق إضافة ذرتين من الهيدروجين للنرق الكربون رقم ٧ ، ٨ في مركب البروتوكلوروفيليد . وتشمل آخر خطوات تخليق كلوروفيل أ أسترة كحول الفيتول مع كلوروفيليد أ فيتكون كلوروفيل أ - ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الكلوروفيلليز *chlorophyllase* . ويعتقد كثير من الباحثين على الرغم من أن ذلك لم يحسم بصفة قاطعة أن كلوروفيل ب يتكون أو يتخلق من كلوروفيل أ (7, 9, 53).

ومن الجدير بالذكر أن خطوة الاختزال الضوئي (أي ضرورة وجود الضوء) لمركب البروتوكلوروفيليد إلى كلوروفيليد أ ضرورية ولا غنى عنها للنباتات مغطاة البنور حتى يتم تمثيل الكلوروفيل . أما في النباتات معراة البنور وبعض السراخس والعديد من الطحالب فإن تخليق الكلوروفيل بجميع خطواته كاملة تتم في الظلام عن طريق النشاط الإنزيمي ولا يلزم توفر الضوء . وأظهرت أبحاث سودينا (56) *Sudina* على العديد من النباتات عاريات البنور إن خطوات تخليق الكلوروفيل تكون واحدة في الضوء أو الظلام . وعلى العموم فإن بعض الباحثين اقترحوا أن خطوة تخليق حمض جاما - أمينو - ليفولينيك يلزمها الضوء حتى تتم - لنا فإنه ربما يكون الفرق بين الخطوات الحيوية لبناء الكلوروفيل في معراة البنور عن مثيلاتها في مغطاة البنور يكون في مراحل بناء الكلوروفيل الأولي وهي خطوة بناء حمض جاما - أمينو - ليفولينيك (14) ، وهي الخطوة التي يلزم توفر الضوء لحداثتها .

في الخلايا الحية توجد علاقة وثيقة بين الكلوروفيل والبورفيرينات الحاملة للمعادن



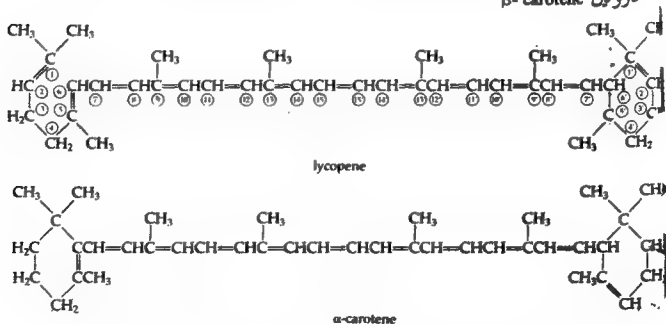




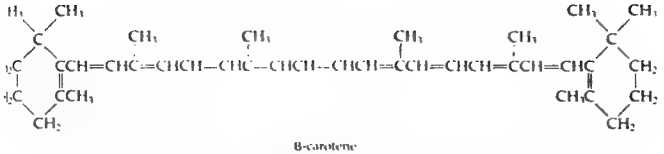
صفات الكاروتينويدات Carotenoid pigments

الكاروتينويدات هي مركبات دهنية واسعة الانتشار في الحيوانات والنباتات ويتدرج لونها من الأصفر إلى الأرجواني^(١) purple وتنتشر الكاروتينويدات بتركيزات مختلفة في جميع النباتات الراقية تقريباً ، وكذلك في العديد من الكائنات الدقيقة بما فيها الطحالب الحمراء والخضراء وبكتريا التمثيل الضوئي والفطريات (24). ولقد عزل العالم Wackenroder عام ١٨٣١ م أول أفراد مجموعة الكاروتينويدات وهو الكاروتين Carotene من جنود نبات الجزر carrot roots ومنه اشتق الاسم .

وظل الأمر كما هو حتى بعد عام ١٩٢٥ م حيث استطاع العديد من الباحثين أمثال كارور ، جوكر ، ليدرير وكوهين وزخمستر Karrer, Jucker, Lederer, Kuhn, Zechmeister تحديد التركيب الكيميائي لبعض الكاروتينويدات بدقة . وتعتبر الكاروتينويدات الموجودة طبيعياً مشتقات لمركب الليكوبين Lycopene وهي صبغة حمراء توجد في ثمار الطماطم والعديد من النباتات الأخرى ، وتتكون من سلسلة مستقيمة من الهيدروكربونات الغير مشبعة - وهذه السلسلة تتكون من وحدتين متماثلتين طبق الأصل ومتصلتين مع بعض برابطة زوجية بين ذرتي الكربون ١٥ ، ١٥ . والرمز الكيميائي العام لليكوبين هو $(C_{40}H_{56})$ - ويتكون من ثماني وحدات من الأيزوبرين isoprene units و رمزه $C(CH_3) = CH = CH_2$. وهكذا فإننا نجد أن الكاروتينويدات تتكون من ثماني وحدات من الإيزوبرين - ونورد هنا ثلاث أنواع مختلفة من الكاروتينويدات مع تركيباتها الجزيئية وهي الليكوبين lycopene ، ألفا كاروتين α -carotene ، البيتا-كاروتين β -carotene

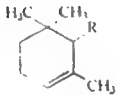


(١) اللون الأرجواني ، هو اللون الذي يقع بين الأحمر والأزرق بنوعهما المظلم والفتح وقد يعرف بين العامة بالملف .



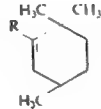
ويعتبر البيتا كاروتين β -carotene من أكثر الكاروتينويدات وأهمها وجوداً وانتشاراً في أنسجة النباتات ولونه أصفر برتقالي ويختلط به الفا كاروتين α -carotene عادة بنسب تتراوح بين صفر - ٣٥٪ والفرق الكيميائي بين ألفا - كاروتين وبيتا - كاروتين يتلخص في أن البيتا - كاروتين يحتوي على حلقتين من حلقات بيتا - أيونون β ionone ring أما الفا - كاروتين فإنه يحتوي على حلقة من ألفا - أيونون وحلقة من البيتا - أيونون - لاحظ الفرق بين الحلقتين كما هو موضح بالرسم .

saturated side chain (see α -carotene example)



α -ionone ring

R - side chain (see β -carotene for example)



β -ionone ring

والكاروتينويدات التي تتكون فقط من الكربون والهيدروجين تسمى كاروتينات carotenes - أما التي تحتوي على الكربون والهيدروجين والأوكسجين فتسمى الزنثوفيلات Xanthophylls - وعلى هذا الأساس فإن أفراد مجموعة الكاروتين ينتمي اسمها بالمقطع (-ene) وأفراد مجموعة الزنثوفيل ينتمي اسمها بالمقطع (-in) . والزنثوفيلات أوسع انتشاراً ووجوداً في الطبيعة من الكاروتينات - وفي الأوراق الخضراء النامية فإن تركيز الزنثوفيلات إلى الكاروتينات يكون في حدود ٢ : ١ (24) ويوضح جدول (١٢ - ١) مجموعة الزنثوفيلات الكبرى (المهمة) الموجودة في الأوراق الخضراء .

جدول ١٢ - ١ : الزنوفيلات الكبرى الموجودة في الأوراق الخضراء .

Source : Data from Goodwin (1960) Reprinted with permission ١٩٦٠ المصدر

الكمية النسبية من الكمية الكلية	التركيب	الاسم
4	3-hydroxy- β -carotene	cryptoxanthin
40	3,3-dihydroxy- α -carotene	lutein
2	3,3-dihydroxy- β -carotene	zeaxanthin
34	5,6,5',6'-diepoxyzeaxanthin	violaxanthin
19	$C_{40}H_{56}O_4$. هو في التركيب الكيميائي بالصفة	neoxanthin

الكمية النسبية تمثل النسبة المئوية من الكمية الكلية للزنوفيلات الموجودة في الأوراق الخضراء .

والكاروتنويدات مثل الكلوروفيل توجد في البلاستيدات الخضراء وفي حاملات اللون (الكروماتوفورات) chromatophores (13, 60, 61) - كمعقدات أو مركبات بروتينية غير ذائبة في الماء water insoluble protein complexes - ويعتبر التوجيه الخاص specific orientation للكاروتنويدات بالنسبة للكلوروفيل داخل النظام الغشائي للبلاستيدات الخضراء ذات أهمية في عملية التمثيل الضوئي .

الدور المحتمل للكاروتنويدات في النباتات

Probable Role of Carotenoids in Plants

تركزت معظم الدراسات السابقة على الدور الفسيولوجي للكاروتنويدات حول علاقتها بفيتامين « أ » والتغذية الحيوانية أما في السنوات الحديثة فقد وجه العلماء انتباههم إلى الدور المحتمل أن تلعبه الكاروتنويدات في النبات ، ويوجد دوران على الأقل قد أقيم الدليل عليهما وهما :

١ - وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية photooxidation .

٢ - امتصاص ونقل الطاقة الضوئية إلى كلوروفيل « أ »

وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية

Protection Against Photooxidation of Chlorophyll

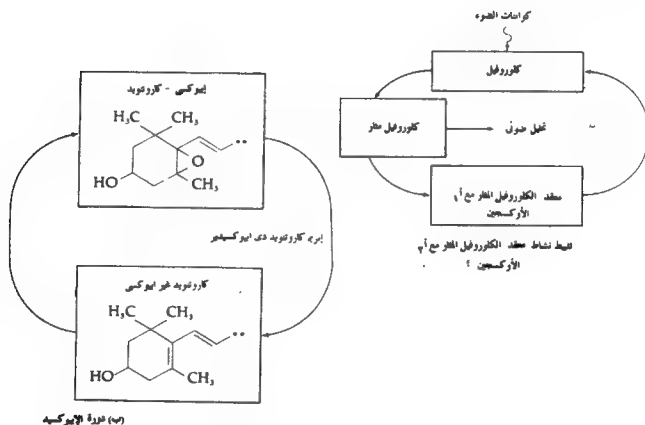
تعتبر الطفرة الخضراء المزرقة من طحلب (*Rhodospseudomonas spheroides*) من الوجهة العملية خالية من الكاروتنويدات ، لذا فإنها تعاني من الأكسدة الضوئية للكلوروفيل . وهذه الطفرة تنمو وتمثل ضوئياً تحت الظروف اللاهوائية (50) . أما الطفرة الخضراء الشاحبة من طحلب (*chlamydomonas*) فخالية من الكاروتنويدات تماماً . وكما هو متوقع فإن هذه الطفرة يجب أن تنمو في الظلام تماماً وتموت إذا نمت في الضوء (50) . في الواقع عدد قليل من الطفرات الكلوروفيلية الذي ينقصها الكلوروفيل هي في الواقع طفرات كاروتنويدية ينقصها الكاروتنويدات . والظاهرة السابقة الذكر أدت إلى اقتراح أن الكاروتنويدات تقي الكلوروفيل من التحطيم .

وحماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية تحدث أيضاً في النباتات الراقية ، على الأرجح ، فعل سبيل المثال إذا عُرضت بادرات طفرة الذرة البيضاء - ٣ (3- mutant white seedling) وهي طفرة خالية من الكاروتنويدات (36) إلى الظروف الهوائية والضوء ، فإنها تخفق الكلوروفيل . ولكن إذا طالت مدة الإضاءة ، فإن الكلوروفيل يتحطم ، مما يدل على أن الطفرة لها المقدرة على تخليق الكلوروفيل لكنه يتحطم بالضوء (34) ، والدليل على أن الكلوروفيل يتحطم بالأكسدة الضوئية ، أنه عند إضاءة البادرات في جو من النيتروجين ، فإن الكلوروفيل لا يتحطم . ولقد أقيم الدليل على أثر الكاروتنويدات الواق للكلوروفيل من الأكسدة الضوئية في طفرات عباد الشمس أيضاً .

ويعتقد العديد من الباحثين أن أثر الكاروتنويدات في وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية يرجع إلى أنها تسلك أو تعمل كمواد لها الأفضلية في عمليات الأكسدة التمثيل ضوئية *photosynthesized oxidations* ولقد تقدم بالاقتراح السابق كالفن Calvin في عام ١٩٥٥ م (12) ثم أخيراً كل من سيستروم وجريفس واستينر *Sistrom, Griffiths & Stanier* في عام ١٩٥٦ م (54) . ولقد اقترح العلماء السابق ذكرهم أن الكاروتنويدات تتأكسد إلى مركبات الأيوكسيد *epoxides* من خلال تحفيز الضوء لتكوين تلك المركبات (*epoxides*) عن طريق تكوين رابطة زوجية ، وبعد ذلك تختزل الكاروتنويدات الأيوكسيدية في الظلام عن طريق تفاعل إنزيمي . ولقد اقترح لوندا جلرد (39) *Lundegarth* بناماً على أدلته ، أن الضوء يحفز تحويل الكاروتين *carotene* إلى زانثوفيل *xanthophyll* في البلاستيدات الخضراء المعزولة من السباغ .

ولقد استطاع بايجي وكرينسكي Bamji & Krinsky (3) بدراستهما على الإيوجلينا^(١) (*Euglena gracilis*) إقامة الدليل على وجود تفاعل اختزالي (دي إيبوكسي) يحدث في الظلام Dark reductive deepoxidation لمركب إيبوكسي - كاروتنويد epoxy-carotenoid ليكون مركب غير إيبوكسي - كاروتنويد nonepoxy-carotenoid ويحفز هذا التفاعل إنزيم carotenoid deepoxidase (كاروتنويد دي إيبوكسيداز) ومن الجدير بالذكر أن التفاعل العكسي أي تكوين مركب إيبوكسي - كاروتنويد epoxy-carotenoid قد وجد أيضاً في الإيوجلينا (*E. gracilis*) تحت الضوء والأوكسجين الجزيئي .

وأدت هذه النتائج بالعالم كرينسكي Krinsky (35) إلى اقتراح وجود دورة إيبوكسيد epoxide cycle تكون وظيفتها حماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية (لاحظ شكل ١٢ - ٣) .



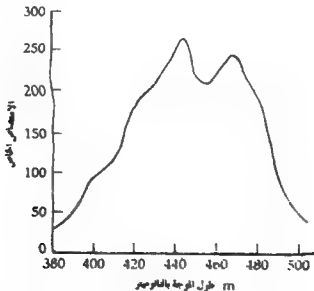
شكل ١٢ - ٣ : دورة الإيبوكسيد وإيقاف نشاط معدن [الكلوروفيل المونوكسيد - الأوكسجين]

(١) الإيوجلينا كائنات حية دنيئة ربما تعتبر حلقة وصل بين الكائنات النباتية والحيوانية فيوجد بها صبغات الخليل الضوئي - وقد تفقد السوط ، أو الذنب ، في هذه الحالة ، أو تكون مذنبه وتفقدها وهي تعمل كحيوانات أولية في هذه الحالة (أي غير ذاتية التغذية) في غياب الضوء .

وفي هذه الدورة فإن الكلوروفيل الذى نشط أو أثر نتيجة لامتنصاصه الطاقة الضوئية يعود إلى حالته الأصلية بعد مشاركته في تفاعلات التمثيل الضوئى - وقد يحدث أن يرتبط هذا الكلوروفيل المثار أو المنشط بالأوكسجين الجزيئى مكوناً مركب أو معقد يؤدي إلى أكسدته أكسدة ضوئية - ومركب (الكلوروفيل المثار - الأوكسجين) يمكن تثبيط أو إيقاف نشاطه وبذلك لا يتأكسد الكلوروفيل ضوئياً - عن طريق ارتباط الأوكسجين مع مركب [كاروتينويد - غير ايبوكسى] nonepoxy- carotenoid والذى يؤكسد ويعطى مشتقات ايبوكسيدية للكاروتينويد epoxy- carotenoid derivative ويعاد تكوين مركب [كاروتينويد - غير ايبوكسى] عن طريق المشتق (كاروتينويد - ايبوكسى) epoxy- carotenoid derivative من خلال تفاعل إنزيمى ظلامى يحفزها الإنزيم الخاص وهو carotenoid deepoxidase أى كاروتينويد - دى ايبوكسيديز (لاحظ الدورة) .

نقل الطاقة إلى الكلوروفيل Transfer of Energy to Chlorophyll

يستند توقعنا إلى أن للكاروتينويدات دوراً ما في عملية التمثيل الضوئى إلى وجودها في جميع الأنسجة التى تقوم بهذه العملية وعلى أى حال فإن هذا الدور لا بد أن يكون ثانوياً - حيث أن الأنسجة الغنية بالكاروتينويدات والخالية من الكلوروفيل لا تستطيع أن تقوم بعملية التمثيل الضوئى ، ويبدو أن الطاقة الضوئية الممتصة بالكاروتينويدات تنتقل إلى كلوروفيل أ أو (الكلوروفيل البكتيرى أ) حيث تستغل في عملية التمثيل الضوئى ، ولقد حصل الباحثون على دليل قوى يؤيد هذا الاقتراح ، فقد بينوا أن امتصاص



شكل ١٢ - ٤ : طيف الامتنصاص لبيتا - كاروتين في مذيب الميثانول

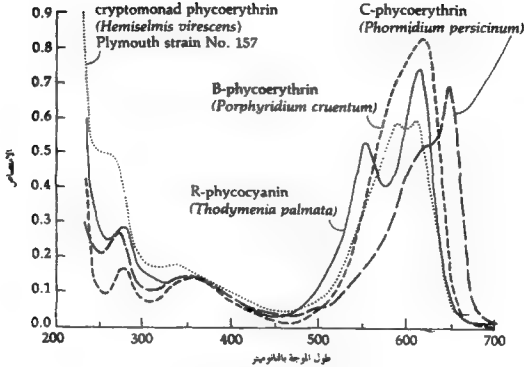
الكاروتنويدات للطاقة الضوئية يسبب القية أو لصف الكلوروفيل fluorescence of chlorophyll ويوضح شكل (١٢ - ٤) طيف الامتصاص لبيتا - كاروتين -
carotene

صبغات الفيكوبيلينات Phycobilins

توجد مركبات البليروتين الحمراء red biliprotein وتسمى فيكواريثرين phycoerythrins - وكذلك توجد مركبات البليروتين الزرقاء blue biliprotein وتسمى فيكوسيانين phycocyanins بكثرة في الطحالب والبكتيريا التي تقوم بالتمثيل الضوئي . ويسمى الشطر الحامل للون chromophore moiety في مركبات البليروتين باسم فيكوبيلين phycobilin ويكون متصلاً اتصالاً وثيقاً بالبروتين مما يجعل دراسة خواص الفيكوبيلين في صورته النقية أمراً صعباً جداً وترتب على ذلك أن أغلب معلوماتنا عن هذه الصبغات نتجت من دراسات تمت على مركب أو معقد الصبغة مع البروتين .

وأطراف الامتصاص لصبغات الفيكوبيلين ذات أهمية خاصة إذا أخذنا في الاعتبار أن الفيكوبيلين له نشاط في نقل الطاقة الضوئية إلى الكلوروفيل لاستغلالها في التمثيل الضوئي من شكل (١٢ - ٥) ، (١٢ - ٦) نرى أن صبغات الفيكوسيانين phycocyanin والفيكواريثرين phycoerythrin تمتص الضوء بكفاءة في مجال من أطوال الموجات الضوئية التي لا يمتصها الكلوروفيل - ويعتبر هذا من الأسباب التي تجعلنا نعتبر أن صبغات الكاروتنويدات والفيكوبيلينات نشطة في امتصاص الطاقة الضوئية التي تستغل في التمثيل الضوئي ومن ثم نشير إليها على أنها الصبغات المساعدة accessory pigments لأن دورها في التمثيل الضوئي دوراً غير مباشراً - أي أن الطاقة التي تمتصها هذه الصبغات تنتقل إلى الكلوروفيل قبل أن تكون فعالة أو تستغل في التمثيل الضوئي -

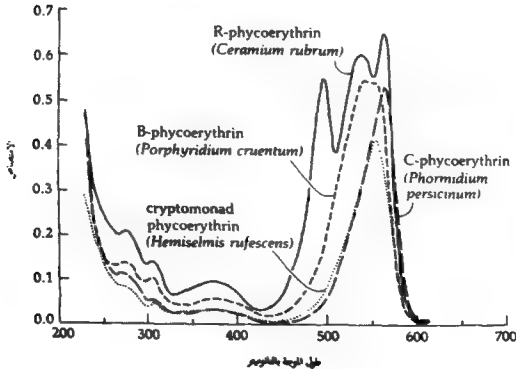
وهذه الصبغات المساعدة تعطى ذروات لصف fluorescence peaks تتداخل مع بعضها البعض overlap - وهذا التداخل مهم لنظام انتقال الطاقة في جهاز التمثيل الضوئي (الكلوروبلاستيدات) . ومن الممكن الحصول على دليل تجريبي يدل على مشاركة الصبغات المساعدة بجانب الكلوروفيل في عملية اقتناص الطاقة الضوئية وذلك بمقارنة طيف الامتصاص absorption spectrum لنبات أو نسيج أو خلية أو صبغة ما مع طيف العمل أو الفعل أو النشاط action spectrum لعملية التمثيل الضوئي .



شكل ١٢ - ٥ : أطراف الامتصاص غايل مائية لصبغات الفيكوسيانين (pH من ٦ إلى ٧) .

From R.A. Lewin, ed 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York : Academic Press:

Reprinted by permission

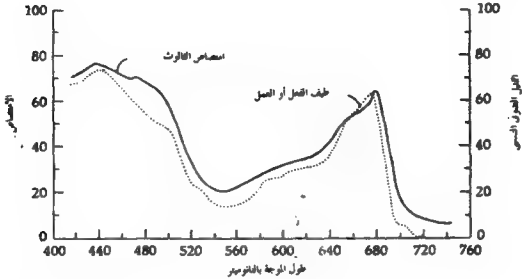


شكل ١٢ - ٦ : أطراف الامتصاص غايل مائية لصبغة الفيكوارينين (pH من ٦ إلى ٧) .

From R.A. Lewin, ed. 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York: Academic Press.

Reprinted by permission.

وطيف العمل أو النشاط action spectrum هو مقياس يوضح كفاءة أو معدل العملية الفسيولوجية (التي يلزمها الضوء) على موجات الضوء المختلفة الأطوال وذات الكثافة الضوئية الواحدة .



شكل ١٢ - ٧ : يوضح أطراف الامتصاص والعمل (النشاط) للثاوث الطحلب الأخضر (*Ulva taeniat*) ولاحظ أن عملية التحليل الضوئي تكون نشطة على موجات طولها ٤٨٠ - ٥٠٠ نانومتر - كما يوضح أن هناك نقلاً لبعض الطاقة من الكاروتينويدات إلى الكلوروفيل .

Reproduced from F. Haxo and L. Blinks. The Journal of General Physiology, 1950, 33: 389 by copyright permission of the Rockefeller University Press.

وبمقارنة طيف الامتصاص لصبغة ما لطيف العمل لعملية ما - يدلنا على مشاركة هذه الصبغة في العملية أم لا - فمثلاً طيف الامتصاص للكلوروفيل يشابه بدرجة كبيرة طيف العمل (النشاط) لعملية التمثيل الضوئي في أغلب الأنسجة النباتية - وبمقارنة أطراف الامتصاص بأطراف العمل لخلية أو نسيج ما نحصل على دلائل أو معلومات تقيد أو توضح ما إذا كانت هناك صبغات أخرى بجانب الكلوروفيل تشارك في العملية الفسيولوجية التي يحفزها أو يلزمها الضوء . وشكل (١٢ - ٧) يوضح مثل هذه المقارنة .

ويوجد هناك شك حول المكان الحقيقي لصبغات الفيكوبلين - فمثلاً تحتوي الطحالب الحمراء على كلوروبلاستيدات أما الطحالب الخضراء المزرققة وقسم الطحالب

الأولية^(١) algal division Cryptophyta فإنها تحتوي على تركيب غشائي حر free lamellar structure أى غير محدد بغشاء كلوروبلاستيدى (غلاف) . ويقترح جيراند (22) أن صبغات الفيكوبلين توجد وتتركز في الحشوة أو السدى Stroma للبللاستيدات الخضراء . وأظهرت أبحاث ييجوراد Begorad وآخرون (11, 8) باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني على التركيب الغشائي للعديد من الطفرات لطحلب (Cyanidium caldarium) وهذه الطفرات ينقصها صبغات الفيكوبلين - إن أغشية النوع البرى من الطحلب (غير مطفور) ليست أسمك من أغشية الطفرات التى لا تحتوى على الفيكوبلين مما يدل على أن هذه الصبغات لا توجد في التركيب الغشائي بل توجد في الحشوة (السدى) stroma وهذا يعتبر دعماً لملاحظات جيراند Girand وأظهرت أبحاث جانت وكونتى (18) Gantt & Conti على الطحلب الأحمر (Porphyridium cruentum) إن صبغات الفيكوبلين لا توجد حرة في الحشوة أو السدى matrix (stroma) للبللاستيدات الخضراء ، بل توجد متصلة بأغشية هذه البلاستيدات ، وفي هذا الطحلب توجد صبغة الفيكواريثرين phycoerythrin على هيئة حبيبات صغيرة small granules ومتصلة بالأغشية بترتيب على درجة عالية من الانتظام . وعلى الرغم من أن هذه الحبيبات من الممكن أن تكون ريبوزومات لكن الدلائل توضح أنها أكبر منها في الحجم ولا تظهر الترتيب الخاص بالريبوزومات المرتبطة بالأغشية - كذلك فهذه الحبيبات تكون مقاومة للاستخلاص بإنزيم الريبونيكليز (RNase) ومن الجدير بالذكر أن حبيبات صبغات الفيكوبلين قد لوحظت أيضاً في بعض الطحالب الحمراء الأخرى .

وقد وجد جانت وكونتى (16, 17, 18) Gantt & Conti أنه في الطحالب التى تكون فيها صبغة الفيكوسيانين phycocyanin هى الصبغة السائدة من مجموعة الفيكوبلين phycobilin - فإن الصبغة لا توجد على هيئة حبيبات بل تكون موجودة على هيئة صفوف من القطع المفككة أو سلاسل من الأقراص الرقيقة - وقد لوحظ هذا النوع من الترتيب في فطر (P. aeruginosa) - وهو فطر يحتوى على الفيكوسيانين كصبغة سائدة (موجودة بكمية كبيرة بالنسبة للصبغات الأخرى من مجموعة الفيكوبلين) - واطلقوا على هذه الأقراص أو القطع اصطلاح فيكوبليزومات phycobilisomes .

(١) أى الطحالب ذات الكاثر الخفى وقد بطلت هذه التسمية الآن .

الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء) (^(١) chloroplasts)

تحدث عملية البناء الضوئي من بدايتها حتى نهايتها داخل البلاستيدات الخضراء وهي إحدى العضيات السيتوبلازمية ذات التركيب الهندسي المعقد - وتوجد الكلوروبلاستيدات في الطحالب الخضراء green algae والنباتات الحزازية Bryophytes والنباتات الوعائية vascular plants - ولكن لا توجد في الفطريات والطحالب الخضراء المزرق والبكتريا المثلة ضوئياً - في هذه البكتريا توجد الصبغات في تراكيب غشائية تسمى حاملات اللون chromatophores ، أما في الطحالب الخضراء المزرق فتوجد الصبغات إما على الأغشية أو داخلها .

تركيب البلاستيدة الخضراء Chloroplast Structure

يمكن مشاهدة البلاستيدات الخضراء بسهولة بالميكروسكوب الضوئي كمضيات متباينة في الحجم (٤ إلى ٦ ميكرون في القطر) ومتباينة أيضاً في الشكل (كروية إلى بيضية round to oval) ، إلا أن تركيب البلاستيدات الخضراء الدقيق لا يمكن تمييزه إلا بالميكروسكوب الإلكتروني (أنظر شكل ١٢ - ٨) .

ولاستعراض ملخص عن محتويات البلاستيدات الخضراء فإنه يمكن بإيجاز أن نوضح أن هذه المحتويات محاطة تماماً بنظام غشائي مزدوج double membrane (أو الغلاف envelope) . هذه الأغشية مستمرة بدون أى ثقب أو أى جزئيات منتظمة ملتصقة بها (50) قد لاحظ العلماء أن هذا الغلاف ، كما هو الحال في معظم الأغشية الخلوية الأخرى اختياري النفاذية differentially permeable . فعلى سبيل المثال لاحظ مودراك Mudrack (43) أن البلاستيدات الخضراء لنبات الكرينم (*Agapanthus umbellatus*)^(٢) يحدث لها بلزمة plasmolyzed وإنعكاس للبلزمة deplasmolyzed بنفس الأسلوب كما هو الحال في الغشاء البلازمي الخلوي plasmolemma عند تعريضها لمحاليل لها جهود أزموزية مختلفة .

وبالبلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية تحتوى على أغشية الجران أو البذيرات أو الحبيبات grana lamella والتي تكون فائقة التنظيم أو الترتيب وتحدث بها التفاعلات الكيموضوئية لعملية التمثيل الضوئي . وفي القطاع العرضي تظهر أغشية البذيرات أو الحبيبات مزدوجة

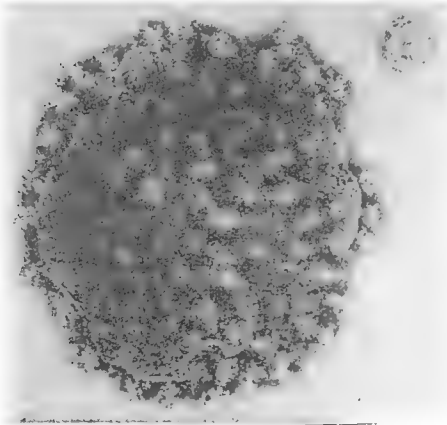
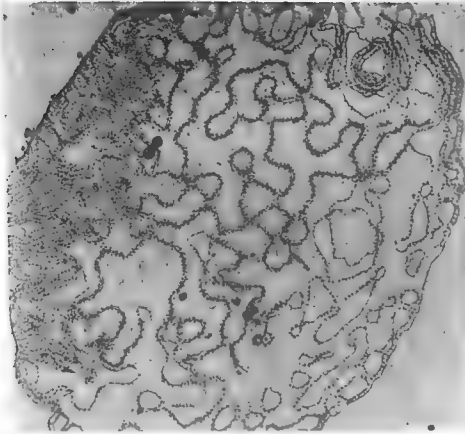
(١) الكلوروبلاست chloroplast كلمة لاتينية من شقين تعنى الأجسام الخضراء .

(٢) الكرينم من نباتات الهبة الذى يزرع من أجل أزهاره وهو نبات مصنف مائى يبيع العائلة الربيسية Amoryllidaceae وقد يعرف اسمه العلمى أيضاً (*Crisum africanum*) .

وتكون ذات تركيب يشبه الكيس أو الجراب Sac like structure ويسمى الثيلاكويدات (ثيلاكويد) thylakoids وترتبط بعض الثيلاكويدات مع بذرة أخرى (granum) عن طريق أغشية داخل الحشوة أو السدى (Stroma) وتسمى هذه الأغشية التي تربط بين البذيرات (الحبيبات) بأغشية الحشوة أو السدى stromal lamella (لاحظ الفصل الأول) ومن الجدير بالذكر أن البذيرات (الحبوب) لا توجد في البلاستيدات الخضراء للطحالب - وفي الطحالب الخضراء المزرقة فإن الأغشية توجد في السيتوبلازم بدون غلاف يحددها وفي مثل هذه الحالات فإن صبغات البلاستيدات الخضراء توجد موزعة أو منتشرة بانتظام وبكثافة واحدة على أو في داخل الأغشية وصبغات الفيكوبلين توجد في الفيكوبليزومات phycobilisomes متصلة أو ملتصقة بالأغشية (شكل ١٢ - ١٩) .

أما في البلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية فإن الصبغة توجد في الأغشية فقط . وتوجد في الحشوة كذلك قطرات الدهون ، حبوب النشا وحوصلات بالإضافة إلى النظام الغشائي السابق شرحه . وتوجد في حشوة البلاستيدات الخضراء الخاصة بالطحالب مراكز تكوين النشا (البيرونويد) pyrenoids وبعض البقع الحلقية eye spots . ولقد اعتبرت الكوانتوزومات quantosomes سابقاً أنها الوحدة الأساسية لتمثيل الضوء basic photosynthetic unit والكوانتوزوم عبارة عن دقائق كروية مطمورة في الأغشية الفسفوليبيوبروتينية للثيلاكويدات - ونحن نذكرها هنا لأن بعض الكتب الحديثة ما زالت تشير إليها على أنها الوحدة الأساسية لتمثيل الضوء - وفي رأينا أن هذه الكوانتوزومات لا تشكل وحدات تمثيل ضوئية فعالة - لأنها ليست من الكبر بدرجة تسمح لها أن تحتوى أو تشمل على جميع المركبات والمكونات اللازمة لحدوث عملية التمثيل الضوئي بالكامل وليست كذلك وحدات تمثيلية ضوئية تتمتع بالاستقلال سواء في داخل الكائن الحي in vivo أو في خارجه in vitro .

شكل ١٢ - ٩ : (أ) قطاع في الالاسميد الخضراء لطعيب (*Purphyridium cruentum*) لاحظ وجود
 الفيكوبليزومات *Phycobilisomes* واتصالها بالمخالب الخارجى للأخضبة - ولا تكون متصلة بدهليز
 الكلورولالاسميد - قوة التكبير $10,700 \times$ مره.
 (ب) الخبيات الخاصة في الالاسميدات الخضراء لطعيب (*P. cruentum*) ولقد كبرت بدرجة كبيرة - وهذه
 الخبيات تتكون من تحت وحدات مملوءة ولكنها واضحة - قوة التكبير $168,000 \times$ مره.
 From E. Cantl and S.F. Cantl, 1967. Brookhaven Symp. Biol. 19:393 Photo courtesy of E. Cantl,
 Smithsonian Radiation Biology Laboratory.



أصل (منشأ) البلاستيدات الخضراء و تكوينها

Chloroplast Origin and Formation

تدل البراهين الحالية بقوة على أن البلاستيدات لا تتخلق من جديد بدون أصل سابق لها *de novo* - بل تنشأ وتتخلق من بلاستيدات موجودة أصلاً وتسمى البروبلاستيد *proplastid* (البلاستيدة الأولية) وتنشأ البلاستيدات الملونة *chromoplasts* العديمة اللون *leucoplasts* من انقسام البروبلاستيدات المتقولة من جيل إلى جيل في سيتوبلازم الخلايا البيضية *egg cells* - ويبدو أن إنتاج البلاستيدات يسير مع انقسام الخلايا في مرحلة النمو الابتدائي لجسم النبات - ونستطيع أن نستنتج أن البلاستيدات يحدث لها انقسام بدليل أن البلاستيدات التي لا تنتج الكلوروفيل تعطى أيضاً بلاستيدات خالية من الكلوروفيل - زد على ذلك أن العلماء (47) لاحظوا انقسام البلاستيدات الخضراء الكاملة التكوين في النباتات الراقية - ومن الجدير بالذكر أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على حمض دى او كسى ريبونيكليك DNA الدائرى وعلى حمض ريبونيكليك RNA وهما غير مشابهين للأحماض النووية (DNA & RNA) الموجودة في جينوم الخلية *cell genome* .

وهذه الحقائق تؤدى إلى اقتراح أن البلاستيدات لها بعض الاستقلال وليس استقلالاً كاملاً - في الضبط والسيطرة على نظام تمثيل بروتين خاص .

ويوجد تشابه مذهش بين البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا وهما من عضيات السيتوبلازم - فكلاهما يتكون بصفة أساسية من معقدات ليوبروتينية وكلاهما يحتوى على إنزيمات التنفس والصبغات وينتجان جزيء ATP وكلاهما يتكاثران في العدد في الخلية ويحاطان بغشاء مزدوج وكذلك يحتويان على نظام غشائى داخلى ولهما أحماض نووية خاصة وهذه التشابهات تدل على أن هذين العضيين يرتبطان بعلاقة قوية وثيقة وتعطى العلماء فرصة للتخيل واقتراح أن الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء كانتا مستقلتين وتكاثران تكاثراً ذاتياً ثم غزا الخلايا البدائية وعاشا فيها معيشة تكافلية داخلية .

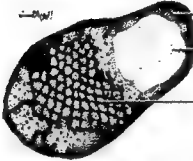
ويعتبر فون فيتسين Von Wettstein (58) أول من تتبع بالميكروسكوب الإلكتروني تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء من بداية مراحل البروبلاستيدة المبكرة حتى تكوين الكلوروبلاستيدة الكاملة النمو أو الناضجة - وكما هو موضح في شكل (١٢ - ١٠) فإن المراحل يمكن توضيحها كالآتى :

بروبلاسم (البلاستة الأولية)



انطرابات الغشاء الداخلي

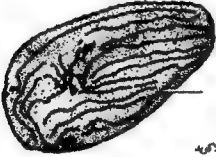
البلاست



Proth

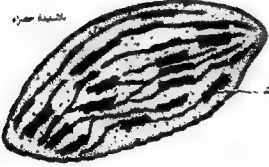
معا

الجسم الغشائي الأول
يتكون من الجسم الانطرابات



الجسم الغشائي الأول
يظهر نواحيه المظروية
(شكله المظروي)
ويكون الشكل الانطابي للملاكويد

البلاستة متضامة



تكوين الهياكل أو الانطابات

شكل ١٢ - ١٠ : تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء .

- ١ - تتكون الحويصلات vesicles في المراحل المبكرة للبروبلاستية - وتنشأ هذه الحويصلات كنقطات أو تبلورات blebs من الغشاء الداخلي للبروبلاستية .
- ٢ - تتصل الحويصلات مع بعضها البعض وترتب نفسها في طبقات .
- ٣ - يزداد التلاحم والتمسك السطحي للأغشية القرصية المتكونة .
- ٤ . - يمكن تمييز الخواص المميزة للأغشية في هذه المرحلة .
- ٥ - يحدث انقسام أو تكاثر للأغشية يكون نتيجة تكوين نظام غشائي متصل بدرجة ما .

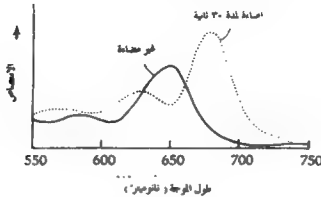
٦ - يحدث تكشف وتكوين البذيرات (الحبيبات) grana ويجدر أن نذكر أنه ليس من الضروري أن تنشأ جميع البلاستيدات الخضراء مباشرة من البروبلاستيدات - فمثلاً أغلب البلاستيدات الخضراء الموجودة في خلايا النسيج الوسطي للورقة Mesophyll تنشأ من انقسام البلاستيدات الخضراء الناضجة أى الكاملة النمو عند نمو الأوراق - زد على ذلك أن إنتاج هذه البلاستيدات الخضراء التي في النسيج الوسطي تكون تحت سيطرة الضوء - في هذا الخصوص فإن الموجات الحمراء والزرقاء هما أكثر الموجات فعالية في إنتاج البلاستيدات الخضراء الخاصة بالنسيج الوسطي.

النظام الغشائي وتكوين الكلوروفيل Lamellar System and Chlorophyll Formation

عندما تنمو بذرات النباتات كاسيات البذور في الظلام فإنها تستطيل بدرجة ملحوظة ويكون لونها أصفر شاحباً ويرجع هذا اللون إلى وجود صبغة الكاروتينويدات وغياب صبغة الكلوروفيل وهذه النباتات ذات الشحوب الظلامى etiolated التي تكون شاحبة وضعيفة - تحتوي على بروبلستيدات proplasts تسمى إتيوبلاستيدات etiolated (البلاستيدات الشاحبة) وفيها تتركز صبغة الكاروتينويدات في أغشية الغلاف المزوج وفي أغشية الحشوة stroma lamella المشتتة - هذا بالإضافة إلى أن الأغشية الداخلية تكون على هيئة قنوات مرتبة كميون الشبكة ويسمى الجسم الغشائي الأولي apod prolamellar body .

ملحوظة : يوجد الجسم الغشائي الأولي في البروبلاستيدات للنباتات النامية في الضوء أيضاً . ولا تحتوي الإتيوبلاستيدات على البذيرات (الحبيبات) حيث أن الضوء يلزم وجوده لتخليق الكلوروفيل والأغشية . وبمجرد التعرض للضوء يخفى الجسم

الغشائي الأولى ويبدأ تخليق الكلوروفيل وكذلك تبدأ تكوين البذيرات - ونحن نعرف منذ وقت مضى أن وجود الكلوروفيل يكون ضرورياً لتكوين الأغشية وأن وجود أو عدم وجود الكلوروتنويات ليس له تأثير ملحوظ على تكوين البلاستيدات الخضراء (50) ويمكن تتبع التغيرات المبدئية التي تحدث في أوراق النباتات ذات الشحوب الظلامية عند تعرضها للضوء وذلك بفحص أطراف الامتصاص لنسيج الورقة قبل وبعد التعرض للضوء (10) وشكل (١٢ - ١١) يوضح لنا أن البروتوكورفيليد *protochlorophyllide* الموجود في أوراق الذرة ذات الشحوب الظلامية يختزل إلى كلوروفيليد *chlorophyllide* وهو الأصل المباشر للكلوروفيل وذلك عند تعرض الأوراق للضوء .



شكل ١٢ - ١١ : طيف الامتصاص لأوراق الذرة ذات الشحوب الظلامية قبل وبعد تعرضها للضوء لمدة ثلاثون ثانية - ذروة الامتصاص قبل التعرض تكون على موجة طولها ٦٥٠ نانومتر وذلك بسبب وجود مركب [بروتين - بروتوكورفيليد - بروتين] أي هلو كروم *Holochrome* وعند الإضاءة فإن البروتوكورفيليد اختزل إلى كلوروفيليد .

From L. Bogorad, 1967, 'chloroplast structure and development'. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun-Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press. Reprinted by permission.

ويعتقد بعض العلماء (59, 10) أن الاختزال الضوئي للبروتوكورفيليد يرتبط بحدوث التغيرات المورفولوجية المبكرة لتكوين النظام الغشائي .

ودلت أبحاث جاسمان وبوجورد Gassman & Bogorad (20, 19) على أن الضوء لا يلزم فقط لاختزال البروتوكورفيليد بل يزيد أيضاً من معدل تخليق حمض جاما - أمينو - ليفولينيك (ALA) *amino levulinic acid* - وهو من أصول الكلوروفيل - ومن هذه الوجهة نبدي نحن هذه الملاحظات :

١ - إذا أمدت أوراق الشعير ذات الشحوب الظلامى بحمض (ALA) فإنها تنتج البروتوكولوريفيليد بمقدار عشرة أمثال ما تنتجه أوراق نباتات المقارنة العادية (26, 27) - مما يدل على أن هناك ندرة أو قلة في كمية حمض (ALA) في أوراق الشحوب الظلامى .

٢ - إذا عوملت أوراق الفاصوليا الشاحبة ظلامياً بمشبطات تخليق البروتين مثل الكلورامفينيكول والبيورميسين chloramphenicol & puromycin قبل الإضاءة ، فإن كميات قليلة جداً من البروتوكولوريفيليد تتراكم في الأوراق بعد الإضاءة .

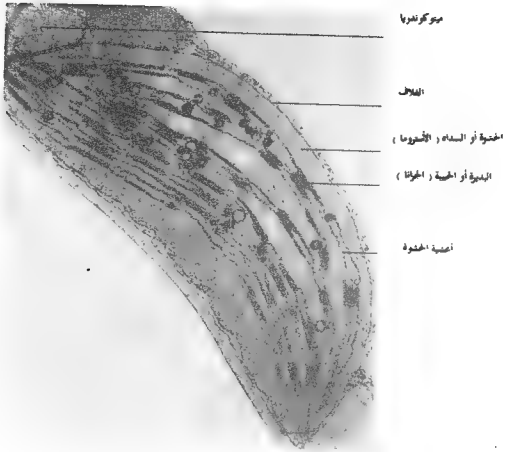
٣ - الأوراق الشاحبة ظلامياً والمعاملة بمشبطان تخليق البروتين السابق ذكرها - إذا عوملت بحمض (ALA) فإن هذا الحمض يتغلب جزئياً على أثر مشبطات البروتين - وتدل هذه الملاحظات على حدوث عمليات تخليق لبروتين خاص ربما يكون إنزيمياً خاصاً بتخليق حمض (ALA) - ويحتاج تخليقه إلى توفر الضوء .

أحماض دى اوكسى ريبونوكليك والريبونوكليك

الخاصة بالكُلُوروبلاستيدات Chloroplast DNA and RNA

أصبح من الواضح في السنوات الحديثة أن البلاستيدات الخضراء تملك نظاماً وشفرة وراثية خاصة لبناء البروتين . ومن المعروف أن أحماض البلاستيدات الخضراء النووية (DNA & RNA) لها تسلسل قواعد base sequence يختلف عن نظام تسلسل القواعد الخاصة بالأحماض النووية الموجودة في النواة Nuclear DNA & RNA ويبدو أن الأحماض النووية الخاصة بالبلاستيدات الخضراء تملك شفرة خاصة بتخليق بعض أنواع البروتين البلاستيدات الخضراء ولكن ليس كل أنواعه .

ولقد وجد أن حمض دى اوكسى ريبونوكليك الدائرى Circular DNA في البلاستيدات الخضراء يكرر نفسه replicate داخل البلاستيدات قبل انقسامها - ولم يعزل فقط حمض الريبونوكليك للبلاستيدات الخضراء (40) بل تم كذلك رؤية الريبوزومات بواسطة الميكروسكوب الإلكتروني (30) - ويوضح شكل (١٢ - ١٢) صورة مجهرية بالميكروسكوب الإلكتروني لبلاستيدة خضراء في أوراق البرسيم الحجازى - ويظهر بها الريبوزومات .



شكل ١٢ - ١٢ : صورة مجهرية بالميكروسكوب الإلكتروني في (قوة التكبير $17,400 \times$ مرة)
للبلاتستيد الخضراء من ورقة نبات الرسم المحجازي (*Medicago sativa*)

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

وحيث أن البلاستيدات الخضراء تحتوي على أحماض نووية DNA & RNA خاصة بها ولها صفة التكاثر - فنحن نميل إلى الرأي القائل أنها عضيات لها صفة شبه الاستقلال أو مستقلة جزئياً - ويجدر أن نشير أن البلاستيدات الخضراء تحتوي على إنزيم بلمرة حمض الريبونوكليك RNA polymerase (10) ولها المقدرة على إدخال الأحماض الأمينية في بناء البروتين (45) ونشير هنا أنه قد وجد أن إضاءة نباتات الفاصوليا الشاحبة ظلامياً ترتب عليه زيادة محتوى البلاستيدات الخضراء من البروتين إلى الضعف وذلك في خلال ٤٨ ساعة من الإضاءة (25) . وعلى أي حال فلقد وجد كيرك (32) أن العديد من بروتينات البلاستيدات الخضراء يخضع لسيطرة وشفرة حمض دى أوكسى ريبونوكليك

النوى Nuclear DNA وهكذا فإنها ليست عضيات مستقلة بالكامل عن الخلية ولا تعيش البلاستيدات الخضراء المعزولة في مزارع الأنسجة لأنها تحتاج إلى العديد من أنواع البروتين يمدّها بها السيتوبلازم .

الأسئلة

- ١٢ - ١ ما هي المكونات الكيميائية الأساسية المكونة لجزء الكلوروفيل ؟ أين يحدث تخيل الكلوروفيل في الخلية النباتية ؟
- ١٢ - ٢ ارسم واكتب الأجزاء على الرسم للمركبات الأساسية للكلوين . إلى أى مجموعة صلبة ينتمي إليها الكلوين ؟ هل يوجد الكلوين في الفجوة الخلوية أو بلاستيدات خلايا الثمرة العبة للطماطم ؟
- ١٢ - ٣ ما أهمية حلقات ألفا وبيتا أيونون الموجودة في صبغات الكاروتينيدات ؟
- ١٢ - ٤ أذكر دورين محتملين للكاروتينيدات في النباتات .
- ١٢ - ٥ ما هي الوظيفة الرئيسية للفيكوبيلين ؟
- ١٢ - ٦ ما هو الفعل الطيفي والامتصاص الطيفي ؟ كيف تعمل في فسيولوجيا النبات ؟
- ١٢ - ٧ كيف يتناسب تنظيم الأغشية للبلاستيدة الخضراء مع وظيفته ؟
- ١٢ - ٨ اشرح معنى الاصطلاحين : البلاستيدة الشاحبة etioplast والأجسام الغشائية الأولية prolamellar body .
- ١٢ - ٩ اذكر التغيرات التي تصاحب تعريض النباتات الشاحبة الخضراء للإضاءة .
- ١٢ - ١٠ أذكر الملاحظات أو الحقائق التي ترجح أن البلاستيدات الخضراء قد نشأت من الكائنات الأولية . هل من الملامح أن يكون ذلك إحدى مشكلات فسيولوجيا النبات لدرجة أن العلماء يعتمدون بالبحث عن أصل البلاستيدات الخضراء ؟ لماذا أو لماذا لا ؟

قراءات مقترحة

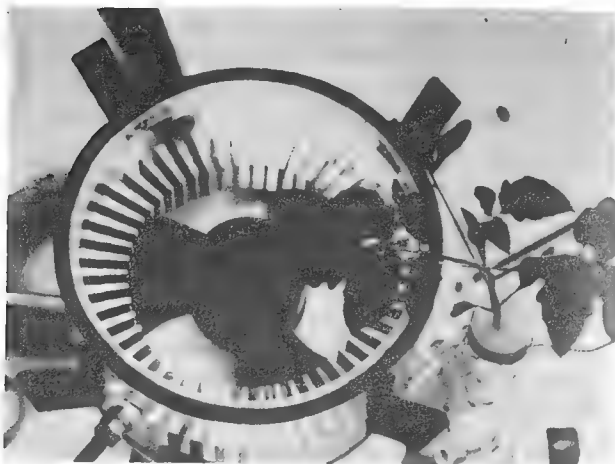
- Bailey, J.L., J.P. Thornber, and A.G. Shyborn. 1966. The chemical nature of chloroplast lamellae. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
- Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261-295.
- Boasson, R., W.M. Laetsch, and I. Price. 1972. The etioplast-chloroplast transformation in tobacco: correlation of ultrastructure, replication and chlorophyll synthesis. *Am. J. Bot.* 59:217-223.
- Ellis, J. 1981. Chloroplast proteins: synthesis, transport and assembly. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:111-137.
- Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205-233.
- Heber, U., and H.W. Heldt. 1981. The chloroplast envelope: structure, function, and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:139-168.
- Kirk, J.T.O., and R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. New York: Elsevier North-Holland.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Newcomb, E.H. 1967. Fine Structure of protein-storing plastids in bean root tips. *J. Cell Biol.* 33:143-163.
- Park, R.B. 1976. The Chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry* 3rd ed. New York: Academic Press.
- Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113-129.
- Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.

الفصل الثالث عشر



انتقال الإلكترون وتفاعلات الفسفرة في التمثيل الضوئي

Electron Transport and Phosphorylation Reactions of Photosynthesis



(صورة لأجزاء نبات الطماطم وقد وجدت في غرفة ورقية (leaf chamber) تسجل قياس امتصاص CO_2 والتمثيل الضوئي)

R.N. Arneson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :



تسبب الطاقة الضوئية المحتصة بجزء الكلوروفيل إعادة ترتيب التركيب الإلكتروني له ويكون نتيجة ذلك تكوين جزيء كلوروفيل ذي تناسق غير ثابت بدرجة كبيرة ويكون في حالة الإثارة (excited state) ويعود الكلوروفيل إلى حالته الأصلية الأولى وهي حالة الخمود (ground state) في زمن مقداره 10^{-9} من الثانية أو أقل . وتسمى هذه العملية بالإثارة الكيموضوئية في البلاستيدات الخضراء (photochemical excitation in chloroplasts) وهي المسؤولة مباشرة عن أكسدة الماء ضوئياً (photooxidation of water) وكذلك مسؤولة عن اختزال المرافق الإنزيمي $NADP^+$ Nicotineamide adenine dinucleotide phosphate

« ويسمى الاختزال الضوئي « "photoreduction" - وكذلك مسؤولة (أى الإثارة الكيموضوئية) عن فسفرة مركب ADP adenosine diphosphate إلى ATP

$Adenosine\ triphosphate$ [وتسمى الفسفرة الضوئية photophosphorylation] .

وهذه التأثيرات المرتبطة بالتفاعلات الكيموضوئية (تفاعلات الضوء) تشكل في الواقع مظهراً فريداً من مظاهر التمثيل الضوئي وتشكل المصدر الأساسي لكل صور الطاقة الكيموحيوية Biochemical energy

وبعد تكوين جزيئات $NADPH$ ATP يستغلا في تفاعلات تثبيت CO_2 والتي تسمى في العادة بتفاعلات الظلام Dark reactions للتمثيل الضوئي . وفي أغلب أو العديد من النباتات يثبت CO_2 باعتماده مع سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات 1,5- ribulose- diphosphate ليحطى حمض ٣ - فسفوجليسيريك 3- phosphoglyceric acid والخطوات التالية تسمى دورة كالفن - وينسون Calvin- Benson وتشمل تحويل حمض ٣ - فسفوجليسيريك إلى السكريات المفسفرة - وفي بعض النباتات الأخرى والتي تسمى النباتات رباعية الكربون (C_4) - وكذلك النباتات ذات الأنسجة المتشعبة اللحمية والتي يحدث فيها ما يسمى بأبيض الحمض الشحمي Crassulacean acid metabolism [CAM] فإن CO_2 في هذين النوعين من النباتات يتفاعل مع فسفوريثول حمض البيروفيك phosphoenolpyruvic acid ليكون مركباً رباعى الكربون (ستناقش فيما بعد) .

ومن الجدير بالذكر أن استغلال هذه المنتجات كمكونات هندسية بنائية للمكونات الأخرى في النبات ومصدر للطاقة بشكل يحق إحدى المظاهر الخلابة لعلم فسيولوجيا

النبات والتي لم يتضح تفاصيلها الرئيسية إلا حديثاً - وسنبداً بإلقاء نظرة على تاريخ عملية التمثيل الضوئي .

تاريخ عملية التمثيل الضوئي History

بالرغم من أن عملية التمثيل الضوئي ذات أهمية مطلقة للحياة - إلا أنها لاقت اهتماماً قليلاً قبل القرن الثامن عشر - ومن المعروف أن الزراعة قد بدأت قبل ذلك بنحو عشر آلاف عام . وكثير مناقشات تخص إنتاج المحاصيل قبل ألفين عام (22) ولقد اعتقد الإغريق أن النباتات تحصل على غذائها من التربة مباشرة ، والتربة هي التي تقوم بتحويل المخلفات الحيوانية والنباتية إلى صورة قابلة للامتصاص بجنور النباتات ، ولقد أدت زيادة إنتاج المحاصيل كنتيجة لإضافة المواد الحيوانية والنباتية إلى التربة إلى دعم هذه النظرية والتي ظلت دون منازع حتى القرن الثامن عشر . وفي عام ١٦٠٠ قلم العالم فان هلمونت Van Helmont بتجربة بسيطة لكنها مهمة ، فلقد غرس بادرة صفصاف (willow) وزنها ٢ كجم في وعاء وزَّنه بدقة وتركها لتنمو خمس سنوات ، وفي أنثائها أمد العالم نبات الصفصاف بماء المطر فقط - وفي نهاية المدة كان وزن نبات الصفصاف ٧٥ كجم - وفقدت التربة عدداً قليلاً من الجرامات فقط - واستنتج فان هلمونت أن الماء هو الذي يمد النبات بمادة النمو التي تسبب زيادة وزنه - ونحن نعلم الآن أن هذه الجرامات القليلة المأخوذة من التربة ذات أهمية حيوية وضرورية للنمو - ونعلم الآن أن الماء لا يساهم بلدرجة كبيرة في كتلة (وزن) شجرة الصفصاف .

وفي عام ١٦٩٩ م قال وودوارد Wood ward أن النباتات تحتاج إلى مواد أخرى غير الماء - ولقد توصل إلى هذه النتيجة بعد أن غمى عسالج (أعصان) النعناع (mint) في عينات مختلفة من المياه مثل ماء المطر ، ماء النهر وماء الصرف الخاص بمحديقة هايدبارك Hyde park ووصل إلى الخلاصة الآتية :

[إن النباتات الخضراء لا تتكون من الماء ولكن من مواد أرضية خاصة محددة (certain peculiar terrestrial matter) وتوجد كميات وافرة من هذه المادة الأرضية في ماء المطر والعيون والنهر وكذلك ماء الصرف ، وأن السوائل التي تصعد إلى أعلى داخل النبات لا تستقر داخل النبات ولكن تمر من خلال الثقوب وتتبخّر في الجو ، وأن جزءاً كبيراً من هذا المادة الأرضية والتي تخطط بالماء تمر خلال النبات ، ويضعف أو يقرى النبات تبعاً لنسبة هذه المادة الأرضية في الماء . لذا نستنتج أن

الأرض وليس الماء هي التي تكون كتلة النباتات الخضراء *

ولم تكن كيمياء CO_2 معروفة حتى هذا الوقت لذلك لم يعرف دوره في نمو النباتات ، ومن الغريب أن في هذه الفترة وجه قدر ضئيل من الاهتمام إلى دور الضوء في نمو النباتات ، ولقد كتب العالم هالز (Hales) في عام ١٧٢٧ م والذي يشار إليه على أنه أبو فسيولوجيا النبات [father of plant physiology] كتب يقول أن النباتات على الأرجح تسحب جزءاً من تغذيتها من الهواء الجوي خلال أوراقها وربما يكون هذا الجزء ليس ضوءاً - وهذا الجزء (المادة) يدخل بحرية من خلال الأوراق والأزهار حيث يساهم بصفة أساسية في نمو النباتات الخضراء ، بعد ذلك اقتصرت دراسات بريستلي (Priestley) . في عام ١٧٧٢ م عن التبادل الغازي لعملية التمثيل الضوئي ولقد كتب بريستلي يقول [إن الفأر لا يستطيع العيش في الجو الملوث نتيجة احتراق الشمعة] ولاحظ بريستلي أن وضع نبات النعناع في نفس الحيز (الجو) الذي احترقت فيه الشمعة - يصير الهواء نقياً غير ملوث ويستطيع أن يعيش فيه الفأر - ولاحظ كذلك أن نبات النعناع ترعرع في هذا الجو الذي اعتقد بريستلي أنه ملوث نتيجة لاحتراق الشمعة .

وعلى الرغم من أن بريستلي لم يستطع تمييز أو فهم الاختلاف بين النباتات والحيوانات في التبادل الغازي إلا أنه استخلص الآتي :

[إن النباتات لا تؤثر على الهواء بنفس طريقة تأثير تنفس الحيوان - بل فعكس أثر تنفس الحيوان وتحفظ الهواء لطيفاً وصحياً عندما يصير مؤذياً نتيجة لتنفس الحيوان وهو حي أو عندما يتحلل ويصطن وهو ميت] .

ولم يستطع بريستلي أن يميز دور كل من الضوء أو (CO_2) في عملية التمثيل الضوئي . وكتب العالم (انجيهوز Ingenhousz ١٧٧٩ م) وكان معاصراً لبريستلي - يقول : إن النباتات تنقي الجو أو الهواء وذلك في وجود الضوء فقط وقال أن الأجزاء الخضراء فقط هي التي تنتج العامل المنقي purifying agent بينما الأجزاء الغير خضراء تلوث الهواء - وهكذا فهم هذا العالم وميز مشاركة كل من الكلوروفيل والضوء في عملية التمثيل الضوئي . وعلى الرغم من أن بريستلي قد غاوزه فكرة امتصاص واستغلال CO_2

* This and the following two quotations are from W. Loomis, 1908. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 5, Part 1: 85-114. Berlin : Springer.

عندما لاحظ أن النباتات تنمو بطريقة مذهشة في الهواء الفاسد المتعفن الذى مات فيه الفأر وحدث له تحلل أو تعفن جزئى - ولكن للأسف لم يستطع تمييز أن CO_2 كان المسئول عن ترعرع النباتات .

وجاء سينيير Senebier في عام ١٧٨٢ م - حتى عام ١٧٨٨ م) حيث أثبت أهمية CO_2 (الذى سمي الهواء المثبت) وفهم هذا العالم إن إنتاج O_2 في النباتات يعتمد على وجود CO_2 . وظل الأمر كذلك حتى جاء (لافوازيه Lavoisier) ودرس التركيب الكيميائى لثانى أكسيد الكربون ، وفي عام ١٧٩٦ م ، وبناءً عليه اقترح (انجينهوز Ingenhousz) إن هذا المركب (CO_2) مصدر مهم للكربون في النبات .

في عام ١٨٠٤ م نشر دى سواسير De Saussure (II) أبحاثاً إذا اطلع عليها الإنسان من الممكن أن يتتبع تاريخ معظم العمليات الفسيولوجية في النباتات - ويتفق دى سواسير مع انجينهوز على أن هناك نوعان من التبادل الغازى أحدهما يحدث في الضوء والآخر في الظلام - وإن الأجزاء الخضراء هي التى تمتص CO_2 وتطلق O_2 في الضوء - وكذلك فهم دى سواسير إلى درجة محدودة مشاركة الماء في عملية التمثيل الضوئى . وكان تقرير Mayer في عام ١٩٤٢ م عن قانون اختزان الطاقة خطوة عملاقة لتوضيح انتقال الطاقة في التمثيل الضوئى - وقال ماير أن المصدر النهائى للطاقة المستخدمة في كل من النبات والحيوان هي الشمس وإن الطاقة الضوئية عندما تمتص في النباتات تتحول إلى طاقة كيميائية عن طريق التمثيل الضوئى .

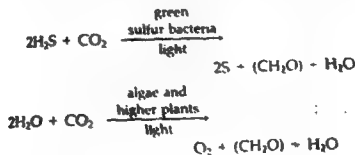
وعلى الرغم من المجهودات الجبارة التى بذلها هؤلاء الرجال اللامعون فقد ظلت عملية التمثيل الضوئى غامضة حتى عام ١٩٠٥ م عندما ادهش العالم الفسيولوجى (بلاكان Blackman) الأوساط العلمية العالية بالأدلة التى تبين أن عملية التمثيل الضوئى ليست تفاعل كيميائى فقط photochemical reaction بل تشمل تفاعل كيميائى أيضاً biochemical reaction - ونحن نعلم الآن أن التفاعلات الكيميائية أو تفاعلات الضوء تكون سريعة للغاية ويلزمها الطاقة الضوئية وعلى التقيض منها فإن التفاعلات الكيميائية أو تفاعلات الظلام (تثبيت CO_2) تسير بمعدل بطيء نسبياً وهى تحدث في الضوء أو الظلام - لذا فمن المستحسن أن نسميها تفاعلات تثبيت CO_2 Carbon dioxide fixation reactions وعلى الرغم من أن مساهمات بلاكان العلمية كانت متميزة في ذلك العصر لكن المعلومات عن طبيعة تفاعلات الضوء والظلام كانت قليلة - وظلت كذلك بعد زمن بلاكان لمدة اثنين وثلاثين عاماً - حتى توفرت بعض المعلومات الموثوقة عن طبيعة تفاعلات الضوء .

وفي عام ١٩٣٧ م أقام العالم هل Hill (عالم انجليزي للكيمياء الحيوية) الدليل على أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء والمتوفرة لها الماء ومستقبل مناسب للهيدروجين - لها المقدرة على إخراج أو انبعاث غاز O_2 وذلك في غياب CO_2 (16) وترجع أهمية تجارب هل إلى أنها امدتنا بالدليل على أن تصاعد غاز O_2 يكون نتيجة للتفاعلات الكيموضوئية - كذلك أشارت هذه التجارب إلى أهمية تفاعلات - الأكسدة والاختزال في التمثيل الضوئي (الأخصلة) Oxidation-reduction reactions (redox) ونحن نعلم الآن أن مصدر O_2 المنبعث في التمثيل الضوئي هو الماء وليس CO_2 .

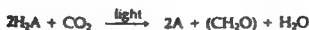
أصل (منشأ) الأوكسجين في التمثيل الضوئي

Origin of Oxygen in Photosynthesis

أظهرت الدراسات الكيموحيوية المقارنة والتي قام بها العالم فان نيل Van Niel (32) بعض الخطوات المبدئية التي تقودنا إلى التصور أو الرأي الحديث في التمثيل الضوئي ولقد أوضح فان نيل أن اختزال CO_2 بالبكتريا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي يحتاج في نفس الوقت إلى أكسدة مادة مانعة للهيدروجين substrate hydrogen donor يكون مصدرها بيئة النمو growth medium - ولاحظ فان نيل أيضاً أن تمثيل CO_2 في هذه البكتريا لا يصاحبه انطلاق O_2 ويتوقف تمثيل (CO_2) عند استهلاك المادة المانعة للهيدروجين وتوجد العديد من المواد المانعة للهيدروجين التي تستعمل بالأنواع المختلفة من البكتريا الممثلة ضوئياً - وبعض هذه المواد تكون عضوية مثل الكحولات البسيطة والأحماض العضوية - وبعضها يكون غير عضوياً مثل كبريتيد الهيدروجين hydrogen sulfide والثيوكبريتات thiosulfate - والهيدروجين الجزيئي . ويحتاج تمثيل CO_2 في بكتريا الكبريت الحفراء إلى وجود كبريتيد الهيدروجين (H_2S) كـ مصدر للهيدروجين وأحد منتجات هذا التفاعل هو إنتاج الكبريت الجزيئي . وبالمقارنة فإن التمثيل الضوئي في الطحالب والنباتات الراقية يحتاج إلى الماء كمصدر للهيدروجين - ويكون O_2 الجزيئي هو أحد منتجات هذه العملية - وتمثل المعادلتان التاليتان نوعين من التمثيل الضوئي :



ولقد شجع التشابه الواضح بين التمثيل الضوئي في كل من البكتريا والنباتات الزاقية اقتراح صيغة عامة للتمثيل الضوئي .



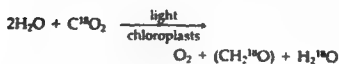
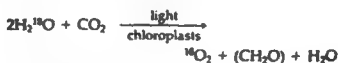
وتوجد عدة نقاط (عدة) مهمة في ملاحظات فان نيل على التمثيل الضوئي (33) هي :

١ - يكون مصدر O_2 المنبعث (المتصاعد) في التمثيل الضوئي هو الماء وليس CO_2 .

٢ - لا يعتمد تمثيل CO_2 الفعل على الضوء [المقصود تثبيت CO_2 أى تفاعلات الظلام] .

وتكون وظيفة التفاعلات الكيموضوئية هو إمداد الطاقة اللازمة لنقل الهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية في تمثيل CO_2 .

ولقد أيدت وعضدت الدراسات التي تمت باستخدام النظائر isotopes أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسجين المنبعث (المتصاعد) في عملية التمثيل الضوئي وذلك باستخدام الأوكسجين الثقيل ^{18}O فمثلاً إذا انجزت العملية في وجود $H_2^{18}O$ فإن الأوكسجين المتصاعد يكون من النوع الثقيل (^{18}O) - أما إذا انجزت العملية في وجود الماء العادي $C^{18}O_2$ ، فإن الأوكسجين المنبعث يكون من النوع العادي .



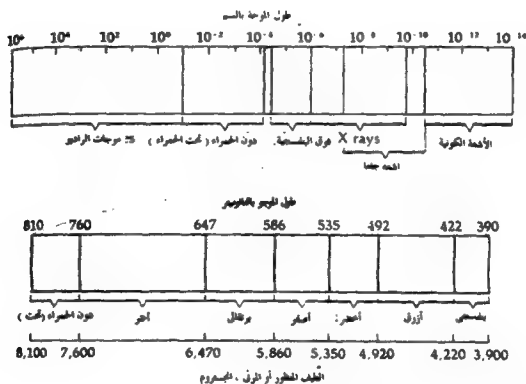
وأعطى تفاعل هل دعماً لذلك - فلقد برهن هذا التفاعل على أن البلاستيدات الخضراء المعزولة يمكنها بث أو تصاعد O_2 بشرط أن تمت بالضوء ، الماء ، المستقبل الملائم للهيدروجين أى أن وجود الماء وغياب CO_2 يعطى دليلاً قوياً على أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسجين المتصاعد أو المنبعث في التمثيل الضوئي ومن المناقشة السابقة فإنه يمكن القول بثقة معقولة أن الماء يمد عملية التمثيل الضوئي بالهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية لتمثيل CO_2 .

طبيعة الضوء Nature of Light

في حوالى منتصف القرن السابع عشر اعتقد العلماء أن الضوء يتكون من تيار من الدقائق الصغيرة أو الجسيمات الدقيقة تصدر أو تبعث من مصدر الضوء مثل الشمس أو النجمة - وهذه الجسيمات الصغيرة تخترق المواد الشفافة وتنعكس من على أسطح المواد المعتمة أو الغير شفافة - وأطلق على هذا التفسير لطبيعة الضوء والذي لاقى قبولاً عاماً نظرية الجسيمات أو الرقائق corpuscular theory . وفي عام ١٦٧٠ م أوضح العالم هويجنس Huygens - إن قوانين الانعكاس والانكسار الخاصة بالضوء يمكن فهمها وتفسيرها بطريقة أحسن على أساس النظرية الموجية wave theory لطبيعة الضوء بالمقارنة بنظرية الجسيمات أو الرقائق - وعلى أى حال فإن النظرية الموجية لم تلاقى قبولاً عاماً بمجرد ظهورها وظلت كذلك حتى أوضح العالمان فريزنل ويونغ Fresnel & Young في عام ١٨٢٧ م أن النظرية الجسيمية غير كافية لتفسير طبيعة الضوء - كما أن ماكسويل Maxwell أوضح أن الدائرة الكهربائية المتذبذبة تشع موجات كهرومغناطيسية electromagnetic waves وكانت سرعة انتشار propagation هذه الموجات هي 3×10^{10} سم/ ثانية وهذه السرعة velocity تكون قريبة جداً بدرجة واضحة من سرعة الضوء - وأصبح الاعتقاد قوياً على احتمال وجود الضوء على هيئة موجات كهرومغناطيسية ذات أطوال قصيرة جداً - وبذلك قاربت مشكلة فهم طبيعة الضوء على أن تحل - إلا أنه توجد ملاحظة محيرة تتناقض مع النظرية الموجية للضوء وهى ظاهرة الانبعاث الكهروضوئى photoelectric emission وهى ظاهرة انبعاث أو قذف الإلكترونات من موصل conductor عند سقوط الضوء على سطحه - ولقد وجد أن أى تغير فى أطوال الموجات الضوئية الساقطة على الموصل يؤدي إلى حدوث تغير طفيف فى الطاقة الحركية للإلكترونات الكهروضوئية المنبعثة photoelectric kinetic energy ولكن إذا ظلت الموجات الضوئية ثابتة الطول فإن الطاقة الحركية تظل ثابتة أيضاً - وظاهرة الانبعاث الكهروضوئى تحدث بغض النظر عن شدة (كثافة) الضوء الساقط . light intensity

وتوجد كذلك علاقة طردية بين عدد الإلكترونات وشدة الإشعاع الضوئى - ولقد تقدم أينشتاين Einstein (12) باقتراح مؤداه أن الطاقة الموجودة فى شعاع ضوئى ما light beam تتركز على هيئة دقائق صغيرة تسمى فوتونات photons [الفوتون هو وحدة الطاقة وتساوى الكم quantum ويحتوى الفوتون حزمة أو رزمة من الإشعاع الكهرومغناطيسى] - بدلاً من أن تتوزع أو تتشتت فى الفضاء فى المجالات

الكهرومغناطيسية . ولما قام أينشتين بتقييم الإشعاع الكهرومغناطيسي كميّاً - اعتبر العلماء الفوتون نوعاً من الرقائق type of particles - وبذلك أعطيت نظرية الدقائق أو الجسيمات دعماً - وعلى العموم حيث أن الفوتون له تردد frequency وإن طاقة الفوتون تتناسب طردياً مع تردده - وبهذا أعطيت النظرية الموجية بعض الدعم أيضاً - لذا حتى تفهم طبيعة الضوء يجب الأخذ في الاعتبار خواص الضوء المزدوجة من الموجات والدقائق . dual wave-particles characteristics وتكون أطوال الموجات الضوئية التي تؤثر على نمو النبات منحصرة بين $0.00003 - 0.00009$ سم (لاحظ شكل ١٣ - ١) ويعتبر من أطوال الموجات الضوئية بوحدات صغيرة (mm) أى نانوميتر وهو يساوى 10^{-9} من المتر أو 10^{-7} من السنتيمتر .



شكل ١٣ - ١ : الطيف الكهرومغناطيسي

وتعتمد طاقة الكوانتم quantum energy على طول الموجة الضوئية - أى كلما قصر طول الموجة الضوئية زادت طاقة الكوانتم - كما هو موضح في قانون بلانك planck's law وهو :

$$q \text{ (quantum)} = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

حيث h = ثابت بلانك (6.624×10^{-34} - ٢٧ ارج/ثانية)

ν = تردد الموجات الضوئية في الثانية

c = سرعة الضوء (2.998×10^{10} سم/ ثانية)

λ = طول الموجة الضوئية بالسنتيمتر .

وعندما يمتص جزيء الكلوروفيل فوتونا (كوانتم) ضوئياً فإن الجزيء يثار - أى يرتفع مستوى طاقته - ويجب أن نعرف أن ليست كل فوتونات الضوء قادرة على إثارة الكلوروفيل أى رفع مستوى طاقته - أى بمعنى آخر يجب أن يمتص الضوء أولاً ثم يجب أن يحتوى الكوانتم الضوئى على كمية كافية من الطاقة حتى يستطيع أن يقوم بوظيفته - وطبقاً لقانون أينشتين الخاص بالمكافئ الكهروضوئى photochemical equivalence ، فإن الكوانتم الواحد يثير جزيء واحد أو ذرة واحدة ، أى أن الكوانتم الضوئى الواحد بصرف النظر عن مستوى طاقته يثير أو ينشط جزيئاً واحداً فقط ، وعادة يؤخذ فى الاعتبار طاقة الكم للمول mole (الوزن الجزيئى الجرامى) بدلاً من الجزيء الواحد - لذا فإننا نحتاج إلى عدد من الكوانتات يساوى رقم أفوجادرو Avagadro number وهو يساوى 6.02×10^{23} - لإثارة مولاً واحداً من المادة . ويمكن القول أن مول واحد من الكوانتات يساوى واحداً أينشتين - ويعرف المول الواحد من الكوانتات بالمكافئ الكيموضوئى photochemical equivalent ويمكن حساب طاقته (E) كالآتى :

$$E = Nh\nu$$

وإذا عوضنا عن ν بـ c/λ ، فتكون المعادلة كالآتى :

$$E = \frac{Nhc}{\lambda}$$

$$E = \frac{(6.02 \times 10^{23})(6.624 \times 10^{-27})(2.998 \times 10^{10})}{\lambda}$$

erg/mole

$$E = \frac{1.197 \times 10^6}{\lambda} \text{ erg/mole}$$

وإذا حولنا الأرج إلى سعرات (كالورى) حيث أن الأرج = 0.239×10^{-7}

كالورى فتكون طاقة المكافئ الكهروضوئى = $\frac{2.86}{\text{طول الموجة الضوئية}} \text{ كالورى/مول}$

وإذا عبرنا عن طول الموجة بالانغمستروم بدلاً من السنتيمتر فتكون طاقة المكافئ الكهروضوئى = $\frac{810 \times 2.86}{\text{طول الموجة}}$

وبذلك نحصل على طاقة المكافئ الكهروضوئى بالكالوريات لكل مول لأى موجة من موجات الضوء ونضرب أمثلة :

الموجة التى طولها ٤٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٧١,٥٠٠ كالورى/مول
 الموجة التى طولها ٥٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٥٧,٢٠٠ كالورى/مول
 الموجة التى طولها ٦٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٤٧,٦٦٧ كالورى/مول
 وبهذه الطريقة فإننا يمكن أن نعرف كمية الطاقة المتصلة لموجات الضوء المختلفة .

الشقوق الحرة Free Radicals

الشقوق الحرة هى الذرات أو الجزيئات التى تحتوى على اليكترونا مفرداً دون شريك (غير مزدوج) - ويتبع هذا الإليكترون فى تفاعلات تكسير الروابط المتأثلة (homolytic reactions) . وفى مثل هذه التفاعلات المتأثلة لفك الروابط فإن أزواج الإليكترونات electron pairs تنقسم ويذهب كل اليكترون إلى نواته - وإذا احتوى الشق الحر على اليكتروناً مفرداً واحداً فيسمى فى هذه الحالة وحيد الشق monoradical - أما إذا احتوى الشق الحر على اثنين من الإليكترونات المفردة (الغير مزدوجة) فيسمى الشق الحر بأنه ثنائى الشق biradical - ويمكن إثبات وجود الشق الحر الثنائى وذلك بإضاءة الإثيلين ethylene - وللعلم فإن الشق الحر الثنائى يوجد فى العادة عندما تفك الرابطة المزدوجة بين ذرتى كربون إلى رابطة فردية



وتزدوج الإليكترونات لأن المنزلة أو المقام أو المستوى الواحد من الطاقة لا يستطيع أن يحمله أكثر من اثنين من الإليكترونات ومن المعروف كذلك - لا بد أن يدور spin هذين الإليكترونين المتواجدين حول محوريهما فى اتجاه معاكس أو متضاد لبعضهما وهو ما يعرف بالحركة الزاوية (angular momentum) أو مبدأ الطرد ليلول (pauli exclusion principle)

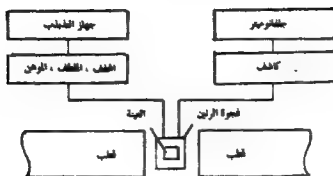
ولقد لوحظ أن للإليكترون عزم مغناطيسى ذاتى (intrinsic magnetic moment) ، ويمكن أن يصور الإليكترون (على هيئة جسم دوار له شحنة وله مجال مغناطيسى ،

وكل الإلكترونات لها دورة ذاتية *intrinsic spin* وتتميز برقم الكم ويكون مقدارها $\frac{1}{2}$ ، وإذا جلدنا هذه الدورة مع علاقتها باتجاه المجال المغناطيسى فإن قيمة الدورة لإلكترون ما $= +\frac{1}{2}$ أو $-\frac{1}{2}$ - وتبعاً لمبدأ الطرد لباولي Paul's exclusion principle فإن الإلكترونين اللذين يحتلان نفس المدار الواحد (مستوى طاقة واحدة) لا بد أن يدورا في اتجاه متعاكس ومتضاد وبذلك يعادلان عزميهما المغناطيسين وبذلك تكون محصلة الدورة تساوى صفراً أى $+\frac{1}{2} - \frac{1}{2} = 0$ صفراً وكمثال تكون دورة الإلكترونين في ذرة الهليوم التى في حالة الخمود (ground state) في اتجاهين متعاكسين أو متضادين وبذلك تكون الدورة الكلية للذرة تساوى صفراً وتسمى هذه الحالة بالحالة الفردية (singlet state) لأن الدورة الكلية لها قيمة واحدة (total spin) وتساوى صفراً وذلك لاتجاه محدد . أما في الشقوق الحرة (free radical) فإن دورة الإلكترون المفرد (الغير مزدوج) لا تعادل بدورة الإلكترون الشريك الآخر والتى تكون في عكس الاتجاه - لذا فإن دورة الإلكترون المفرد تكون إما $+\frac{1}{2}$ أو $-\frac{1}{2}$ - وفي الشقوق الحرة المزدوجة تكون الدورة $+1$ أو -1 .

وبما أن قيمة الدورة تكون فيها خلاف الصفر فإن الشقوق الحرة تسلك سلوك المواد الجنيب مغناطيسية (البارامغناطيسية) paramagnetic substances وهذه المواد البارامغناطيسية إذا جذبت بمغناطيس فإنها تبدى أو تظهر موضعاً موازياً للمجال المغناطيسى .

وكل هذه الخواص للشقوق الحرة تجعلها مفيدة للعمليات البيولوجية الضوئية (الضوء حيوية) photobiological processes وفى عام ١٩٤٥ م اكتشف العالم زافيسكى Zavoisky جهاز امتصاص رنين دورة الإلكترون electron spin resonance absorption (ESR) وبالكشاف هذا الجهاز ابتداءً في تطوير أجهزة قياس الأطياف الضوئية (spectrophotometer) لها المقطرة على اكتشاف وجود الإلكترونات المفردة unpaired electrons - ويوضح شكل (١٣ - ٢) أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسى magnetic resonance absorption measurements

وتتعلق ظاهرة رنين دورة الإلكترون (ESR) بالعزم الدائرى المغناطيسى للإلكترون *intrinsic magnetic moment* الناشئ عن دورته حول نفسه - فعندما نضع الإلكترون مفرداً بين قطبي مغناطيسى ، فإن هذا الإلكترون يولد مجاله المغناطيسى الدائرى ويوجد نفسه أما مع أو ضد المجال المغناطيسى الخارجى ويترتب على ذلك اختلافاً جوهرياً في



شكل ١٣ - ٧ : أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسي

P.W. Selwood, 1966. Magnetochemistry. New York: Interscience Publishers.

عن :

الطاقة بين هذين المجالين . وأصبح من الممكن أن نولد فروقاً في الطاقة بين المجالين المذكورين بضبط عزم أو قوة المجال المغناطيسي الخارجى فقط ويمكن فرق الطاقة من المعادلة الآتية :

$$\Delta E = h\nu = gBH$$

حيث ΔE = فروق الطاقة h = ثابت بلانك ν = التردد

B = ثابت بوهر المغناطيسي Bohr magneton وهو يساوى 0.927×10^{-20}

ارج/جوسى

H = قوة أو عزم المجال المغناطيسي بالجوسى gauss

والتفاعل بين العزم المغناطيسي للإلكترون والمجال المغناطيسى الخارجى يعبر عنه

بـ g وتكون قيمته 2.0023 .

وبسبب التفاعل بين دورة الإلكترون والحركة الزاوية له يحدث انحراف القيمة السابقة قليلاً عن هذا الرقم .

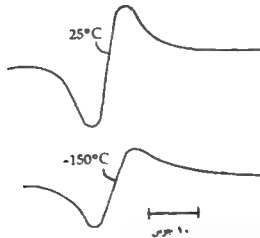
ولقد عملت دراسات وقياسات على (ESR) رنين دورة الإلكترون على العديد من المواد أو الحامضات البيولوجية مثل الكلوروبلاستيدات المضادة وبروتينات الهيم والحلايا البكتيرية ونظم الأكسدة الاختزال ويوضح شكل (١٣ - ٣) . مثلاً لقياسات رنين دورة الإلكترون (ESR) على كلوروبلاستيدات السباغ الكاملة تحت ظروف الإضاءة ويلاحظ في هذا الشكل إن درجة الحرارة ليس لها تأثير يذكر على الاشارات التى أحدثها

الضوء photo-induced signals ، مما يدل على عدم مشاركة الانزيمات في هذه التفاعلات الضوئية .

امتصاص الكلوروفيل للضوء وانتقال الطاقة

Light Absorption by Chlorophyll and Transfer of Energy

لا تمتص كل جزيئات الصبغة الضوء أو تنشيط كلها في آن واحد فقد تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة من جزيء إلى آخر قبل أن تصل إلى مكان عملها فمثلاً قد تنتقل الطاقة الضوئية من كلوروفيل أ إلى جزيئاً آخر من كلوروفيل أ أو من كلوروفيل ب إلى كلوروفيل أ أو من الكاروتنويدات إلى كلوروفيل أ أو من النيكوبلين إلى كلوروفيل أ . (14)

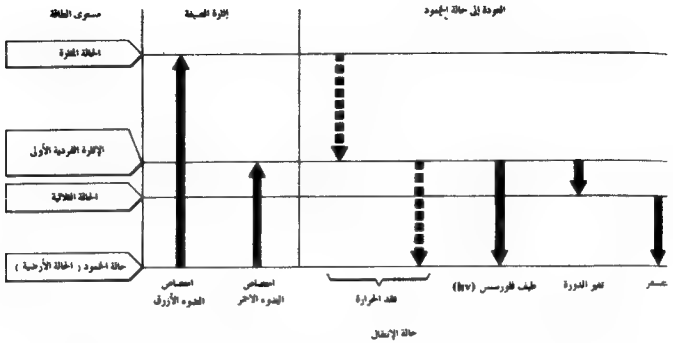


شكل ١٣ - ٣ : قياس (ESR) زين دورة الإلكترون في البلاستيدات الخضراء السباغ الكاملة على درجة ٢٥ م وعلى درجة - ١٥٠ م .

عن : M. Calvin. 1959. The photochemical apparatus-its structure and function. Brookhaven Symp. Biol. 11 : 160.

وحى نستطيع أن نفهم كيفية امتصاص الطاقة الضوئية وانتقالها من جزيء إلى آخر يجب الأخذ في الاعتبار حالات الإثارة للجزيئات (شكل ١٣ - ٤) .

ففي حالة الحمود ground state فإن أزواج الإلكترونات تدور في اتجاهين متعاكسين أو متضادين (مبدأ باولي للطرد pauli's exclusion principle وتكون الدورة الكلية تسوى الصفر - وعند امتصاص الصبغة لكوانتات الضوء الأزرق - فإنها ترفع



شكل (١٣ - ٤) : شكل يوضح امتصاص الضوء وما ينتج عنه من مستويات طاقة مختلفة نتيجة للتغيرات الإلكترونية - وعندما يعود الإلكترون إلى حالة الحمود (الحالة الأساسية) تكون عودته مصحوبة بتحرر الطاقة على هيئة حرارة أو ضوء (hv)

طاقة الإلكترون إلى مستوى أعلى من الطاقة (حالة الإثارة الفردية singlet excitation state ، ويعود الإلكترون إلى حالة الحمود في حدود زمن قدره ١٠ - ٩ من الثانية . وبالمثل فإن امتصاص الصبغة للضوء الأحمر يرفع مستوى طاقة الإلكترون إلى حالة الإثارة الفردية ويعود أيضاً إلى حالة الحمود في زمن قدره ١٠ - ٩ من الثانية - ويحدث أن تمتص الصبغة كوانتاً ضوئياً آخر بعد الكوانتم الأول فترتفع طاقة الإلكترون إلى حالة الإثارة الثانية (Second excited state) ويعود الجزء إلى حالة الإثارة الأولى First excited state (أى الحالة الفردية singlet state) أو يعود إلى حالة الحمود ground state من خلال (أو عن طريق) حالات انتقالية transition state ، والطاقة المحتصة في حالتى الضوء الأحمر والأزرق لا تختفى بل تظهر في صورة إشعاع (radiation) أو وميض الصور الأخرى .

وهكذا فيعود الإلكترون من حالة الإثارة الفردية إلى حالة الحمود فإن الطاقة الضوئية المحتصة سابقاً تُفقد على هيئة طاقة إشعاعية radiation energy وتعرف هذه الظاهرة بظاهرة اللصق أو القية (فلورسنت) fluorescence وتحدث مباشرة بعد

تعريض المركب للضوء (مثلاً إذا سلط الضوء على محلول الكلوروفيل في أنابيب الاختبار الزجاجية - فإنه يشع ضوءاً لاصقاً أحمر (red fluorescent light) - وكما هو متوقع فإن لصبغ الكلوروفيل لا يعتمد على درجة الحرارة (لأنه تفاعل كيموضوى) .

ويحدث في بعض الأحيان أن يعكس الإلكترون المسار في حالة الإثارة الفردية (singlet state) مداره أى اتجاهه دورته (spin reverse) وبما أن أزواج الإلكترونات لا يمكن أن تكون موجودة في مستوى واحد من الطاقة مع وجود دورتهما المتوازيتين - parallel spin وعلى هذا الأساس فإن الإلكترون المثار لا يستطيع العودة إلى رفيقه Companion ويقال لهذا الإلكترون في هذه الحالة أنه اصطبغ trapped على هذا المستوى العالى من الطاقة وتسمى هذه الحالة بحالة الإثارة الثالثة triplet state وتكون مستوى طاقة حالة الإثارة الثالثة أقل من مستوى طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى First excited singlet state وذلك لانتقال جزء يسير من الطاقة وفقدتها - ومن الممكن بعد ذلك أن يعدل الإلكترون اتجاه دورته إلى حالتها الأصلية وينتقل من حالة الإثارة الثالثة إلى حالة الحمود وتفقد الطاقة الزائدة على هيئة إشعاع وتسمى هذه الظاهرة بالتفسفر (phosphorescence) وهى ظاهرة لا تعتمد على درجة الحرارة كذلك (Temperature independed) وخلاصة القول أن الفرق بين اللصف والتفسفر هو في فترة الوقت اللازم لحدوثها بعد امتصاص الطاقة الضوئية (كوانتات) الكافية .

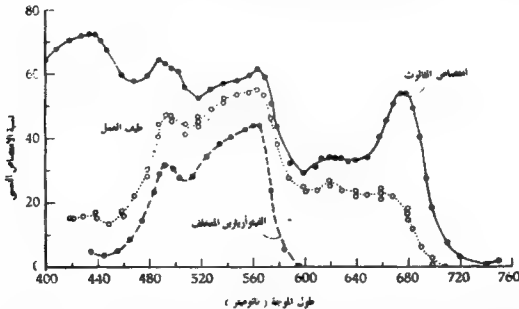
وحيث أن عمر - النصف half-time لمرحلة الإثارة الفردية يكون في حدود ١٠-٩ من الثانية والمرحلة الثالثة يكون في حدود ١٠-٣ من الثانية أو أطول قليلاً - لذا تعتبر حالة الإثارة الثالثة أكثر ملائمة لانتقال الإلكترونات لاختزال مستقبل الإلكترونات electron acceptor - وبداية سريان أو تدفق الإلكترونات flow electron لإنتاج جزئى ATP - لكن من المدهش حقاً أن مرحلة الإثارة الفردية الأولى هى التى تستغل في عملية التمثيل الضوى .

وتنتقل الطاقة بين الصبغات المساعدة والكلوروفيل عن طريق الرنين (resonance) ، وهو رنين موجى (wave resonance) ويمكن تشبيهه بالموجات التى تتولد نتيجة لرمى أو لقذف حجر في ماء البحيرة ، وحتى تنتقل الطاقة بالرنين الموجى فإن مانع الطاقة energy donor يجب أن يصدر إشعاعاً لاصقاً ذا ترددات يمكن أن يمتصها مستقبل الطاقة (energy acceptor) وبعبارة أخرى أن طيف الإشعاع اللاصف (طيف اللصف) (fluorescence spectrum) لمانع الطاقة يجب أن يتداخل (overlap) مع طيف الامتصاص

(absorption spectrum) لمستقبل الطاقة (energy acceptor) ، وينطبق هذا الشرط على الصبغات المساعدة وهى (الفيكوبلين ، الكلروتينويدات) وعلى الكلوروفيل ، وحتى يكون انتقال الطاقة بالرنين الموجى جيداً - يجب أن تكون الجزيئات متلاصقة والمسافة بينها لا تتعدى ١٠٠ نانومتر - وجزيئات الكلوروفيل تكون مرئية ومكدسة بطريقة تجعل المسافات بينها وبين الصبغات المساعدة مناسبة وموافقة لحدوث ظاهرة انتقال الطاقة بالرنين الموجى .

تأثير إمرسون Emerson Effect

تنقل الطاقة الضوئية الممتصة بالصبغات المساعدة إلى كلوروفيل أ وذلك قبل أن تصبح فعالة فى عملية التمثيل الضوئى . وقد لاحظ العديد من الباحثين الذين عملوا باستقلال عن بعضهم البعض - ظاهرة غريبة عند دراستهم للدور الفسيولوجى للصبغات فى عملية التمثيل الضوئى ، وخلاصة هذه الظاهرة هو أن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ كان أقل فعالية وكفاءة فى عملية التمثيل الضوئى عن مثيله الممتص بالصبغات المساعدة (الفيكوسيانين فى الطحالب الخضراء المزرقه - الفيكوليريثرين والفيكوسيانين فى الطحالب الحمراء) - ويوضح شكل (١٣ - ٥) أطياى الامتصاص وأطياى العمل للطحلب الأحمر *Porphyra nereacystis* التى توضح هذه الظاهرة



شكل ١٣ - ٥ : أطياى الامتصاص والعمل للطحلب الأحمر *Porphyra nereacystis* لاحظ القمم الواضح فى النشاط فى منطقة الضوء التى طول موجاتها يتحصر ما بين ٦٧٥ - ٦٨٠ نانومتر - على الرغم من أن امتصاص الفلوروث يظهر ذروة امتصاص محددة وواضحة فى هذا المجال .

L.R. Blanks. 1964. In A.C. Glenc, ed, *Photophysiology*. New York: Academic Press. Reprinted : عن by permission

وقد لوحظت هذه الظاهرة أيضاً عند دراسة قياسات ظاهرة اللصّف الخاصة بكلوروفيل أ - فقد وجد أن الضوء الممتص بصبغة الفيكوبلين المساعدة يزيد من لصف كلوروفيل أ عن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ .

وأحد التفسيرات لهذه الظاهرة التي تبدو متناقضة مع المنطق - هو أن كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو نموذجين أو صيغتين - إحداها نشطة في كل من التمثيل الضوئي والإشعاع اللّاصف (أى نشطة تمثيلاً ولصفاً) photosynthetically active fluorescent form والصورة الثانية غير نشطة في عملية التمثيل الضوئي ولا في الإشعاع اللّاصف - ويعتقد الباحثون أن الطاقة الضوئية الممتصة بصبغات الفيكوبلين لها أفضلية الانتقال إلى صورة كلوروفيل أ النشطة تمثيلاً ولصفاً - وللأسف فإن التجارب أثبتت خطأ هذا التفسير رغم أنه قدم لنا إمكانية وجود صور أو نماذج أو صيغ مختلفة من نظم الوحدات الضوئية التمثيلية (photosystem unit) وبتقدم العلم واستخدام الضوء أحادى اللون mono chromatic light ذا الأطوال الموجية المختلفة . تمكن إمرسون Emerson أن يحسب ما سماه محصول أو غلة أو إنتاج الكوانتم quantum yield وهو عدد جزيئات الأوكسيجين المنطلقة في عملية التمثيل الضوئي لكل كوانتم ضوئي ممتص - وتمكن إمرسون من حساب إنتاج أو محصول الكوانتم للموجات الضوئية المختلفة الطول للضوء المنظور أو المرئي (13) . ولاحظ إمرسون انخفاض محصول الكوانتم انخفاضاً معنوياً على الموجات الضوئية التي تكون أطول من ٦٨٠ نانوميتر والمعروف أن هذه الموجات (أطول من ٦٨٠ نانوميتر) تدخل في منطقة ذروة الامتصاص الحمراء لكلوروفيل أ - وسميت هذه المنطقة بالسقطة الحمراء (red drop) ، والتي باكتشافها أضيف المزيد من الغموض المحيط بدور كلوروفيل أ في التمثيل الضوئي .

بعد ذلك اكتشف إمرسون ومساعدوه بسرعة - إن الكفاءة المنخفضة لعملية التمثيل الضوئي التي تظهر على الموجات الضوئية التي يزيد طولها عن ٦٨٠ نانوميتر (السقطة الحمراء) يمكن أن تستعاد وذلك باستعمال الأشعة الأقصر طولاً في آن واحد (مع بعض) مع الإشعاع الحمراء (التي طول موجتها أكبر من ٦٨٠ نانوميتر) - ولقد وجد أن أثر استعمال النوعين مع بعض في آن واحد على معدل عملية التمثيل الضوئي - يفوق ويزيد عن مجموع كل من النوعين من الأشعة عند استعمال كل منهما بمفرده - وسمى هذا الارتفاع أو الزيادة في معدل التمثيل الضوئي نتيجة لاستعمال نوعي الأشعة مع بعض في آن واحد بتأثير إمرسون Emerson effect .

نظامان للصبغة Two Pigment Systems

لاقى أثر إمرسون في أواخر عام ١٩٥٠ م وأوائل عام ١٩٦٠ م إهتماماً كبيراً - وأصبح من الواضح أن عملية التمثيل الضوئي تحتاج إلى التفاعل بين مجموعتين متميزتين من الصبغات الفعالة أو العاملة وسميت بالنظم الضوئية (photosystems) هنا بالإضافة إلى أن العديد من تجليلات أطيف الامتصاص لكلوروفيل أ في الأوراق الحية *in vivo* أظهرت أن الجزء الأكبر من كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو صيغتين أو نموذجين - إحداهما لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٧٣ نانومتر وتسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٧٣) (Chl a 673) والأخرى لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٨٣ نانومتر وتسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٨٣) (Chl a 683) (9)

وقد اكتشف كوك KoK صورة أخرى من كلوروفيل أ يمتص الموجات الضوئية أطول من ذلك (20) ولكنها توجد بكميات صغيرة عن كل من كلوروفيل أ ٦٧٣ ، كلوروفيل أ ٦٨٣ . وتسمى كوك هذه الصورة (بكلوروفيل أ ٧٠٠) أو (P 700) (ص ٧٠٠) ولها ذروة امتصاص على موجة طولها ٧٠٣ نانومتر (10) .

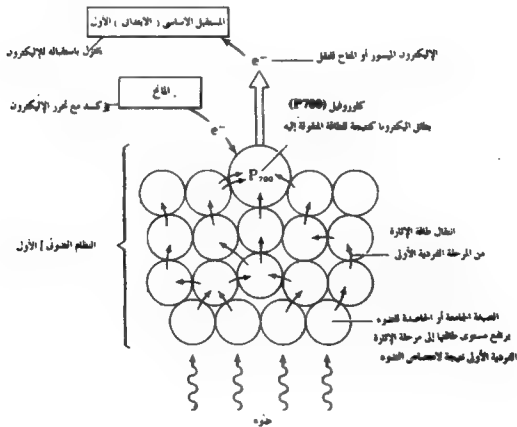
وتشمل المرحلة الكيموضوئية photochemical phase من التمثيل الضوئي نظامين ضوئيين منفصلين متميزين هما النظام الضوئي الأول والثاني . والنظام الضوئي الأول photosystem I يكون غنياً بكلوروفيل أ ويحتوى على كارتونيدات وعلى كمية أقل من كلوروفيل ل وذلك بالمقارنة بالنظام الضوئي الثاني photosystem II - وفي كلا النظامين الضوئيين فإن معظم الصبغات تعمل على تجميع أو حصاد الطاقة الضوئية ونقلها على الأرجح عن طريق الرنين الموجي إلى جزيئات كلوروفيل أ الموجودة في مراكز نشاط التفاعلات الكيموضوئية (photochemically active reactive centers) والتي تسمى المصائد traps .

ويتكون مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئي الأول من كلوروفيل p (P 700) - أما مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئي الثاني فهو كلوروفيل أ له ذروة امتصاص على موجة طولها ٦٨٢ نانومتر ولذا يسمى (P 686) أى (ص ٦٨٠) . وجزيئات كلوروفيل أ المانعة donor molecules تختزل مستقبل إلكتروني خاص (A) وبذلك تؤكسد نفسها - ومستقبلات أو حوامل الإليكترون electron carriers التي اختزلت تبدأ في تدفق أو سريان الإليكترونات electron flow وتبدأ في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية (شكل ١٣ - ٦) ، (شكل ١٣ - ٧) .

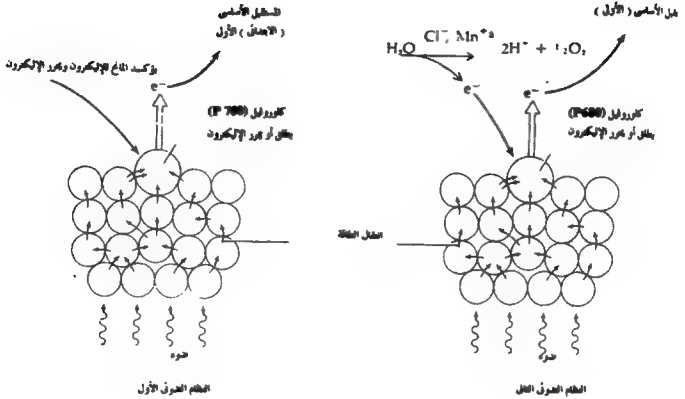
الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Unit

اعتقد الباحثون الأوائل أن حدوث عملية التمثيل الضوئي بالكامل يتطلب وجود الكلوروبلاستيدات الكاملة (intact chloroplasts) ، ولكن تمكن العديد من الباحثين خلال الخمس عشرة سنة الأخيرة من البرهنة على حدوث تفاعل في أجزاء صغيرة للغاية من البلاستيدات الخضراء - وبناءاً على ذلك اقترح هؤلاء الباحثون أن البلاستيدات الخضراء ربما تتكون من العديد من الوحدات الضوء تمثيلية الصغيرة . وتعرف الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية) photosynthetic unit بأنها أصغر مجموعة من جزيئات الصبغة التي تتعاون مع بعض لتؤثر على التفاعلات الكيموضوئية أى امتصاص وانتقال كوانتات الضوء إلى مراكز الاصطياد حيث سبب انطلاق ونحور



شكل ١٣ - ٦ : حصاد أو جمع الطاقة بالكلوروفيل - يتسبب امتصاص كوانتات الضوء بجزيء الكلوروفيل في رفع مستوى طاقته إلى حالة الإثارة الفردية Singlet excited state - وترحل الطاقة الضوئية من جزيء إلى جزيء بالرنين ويتسبب ذلك في النهاية في إثارة كلوروفيل P700 .



شكل ١٣ - ٧ : تسبب الإثارة الضوئية لكلوروفيل P700 في تحرر وسريان الإلكترونات إلى المستقبل الأول (الأساسي أو الابتدائي) - وبذلك يؤكسد P700 ويختزل المستقبل . وترحل الطاقة الضوئية المتصدة بالنظام الضوئي الأول من جزيء إلى جزيء بالرنين . ويختزل المستقبل بالإلكترونات المتدفقة من النظام الضوئي الثاني (أى كلوروفيل P680) - ويحصل النظام الضوئي الثاني على الإلكترونات التي يقدفها أو يحررها من الماء .

الإلكترونات - ونحن نعتقد أن الوحدة الضوء تمثيلية تتكون من حوائى ٤٠٠ جزيء كلوروفيل جامع أو حاصد للطاقة الضوئية ومن مركز اصطياد واحد والترتيب انحكم لجزيئات الكلوروفيل في البذيرات أو الحبيبات grana يتيح فرصة ممتازة لانتقال الطاقة بالرنين الموجى - وتسمى مثل هذه الجزيئات من الكلوروفيل المكدسة بترتيب محكم لحصد أو جمع الضوء باصطلاح « الكلوروفيل الاستشعارى أو افوائى » antennae chlorophyll وكونهم الضوء الممتص يجرى واحد من الكلوروفيل الاستشعارى أو افوائى يرحل من جزيء إلى آخر حتى يتشتت كحرارة أو إشعاع لأصف fluorescence أو يستغل في عمل كيميائى أى تكون NADP H, ATP وجزيء الكلوروفيل الذى امتص كونتات الضوء يرتفع مستوى طاقته إلى مستوى حالة الإثارة الفردية الأولى first singlet state ويظل هذا المستوى في زمن قدره ١-٩ من الثانية - وهو وقت قصير لا يتيح

فرصة لهذه الطاقة أن تفعل أى عمل كيميائى - وعلى العموم فإن انتقال ورحيل طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى بين جزيئات الكلوروفيل المرتبة بإحكام والقرية من بعضها البعض يكون فعالاً ولا يكون الانتقال احتياطياً بدرجة كبيرة (21) - ويكون الانتقال فى حدود ١٠٠٠ جزيء/١٠-١٢ من الثانية . وتكون أفضلية انتقال الكوانتم من صبغة لها ذروة امتصاص على موجات قصيرة (أى مستوى طاقته أعلى) إلى صبغة لها ذروة امتصاص على موجات أطول (أى مستوى طاقة أقل) .

وفى تفاعل الضوء الأول يوجد كلوروفيل (P 700) وذرة امتصاصه على موجه طولها ٧٠٣ نانوميتر - وفى تفاعل الضوء الثانى فإن الصبغة الحاصدة والجامعة للطاقة هى كلوروفيل (P 680) وذرة امتصاصه على موجه طولها ٦٨٠ نانوميتر .

وبمجرد أن تثار الصبغات - السابقة الذكر (P 700) (P 680) فإنها تحرر الإلكترونات وبذلك تحتل مستقبلات الإلكترون وهذه بدورها تحرر الإلكترونات إلى جزيئات أخرى - وتشمل تفاعلات الأكسدة - الاختزال هذه العديد من المركبات العضوية التى تكون موجودة داخل البلاستيدات الخضراء - ولقد استنتج من وجود الشقوق الحرة فى البلاستيدات الخضراء على وجود أكثر من نظام لانتقال الإلكترونات electron transport system

Production of ATP and NADP H

إنتاج جزيئات ATP , NADP H

بعد مناقشتنا لمظاهر التفاعلات الكيموضوئية يمكننا الآن أن نصمم مخططاً للتمثيل الضوئى - ويجب أن نسأل أنفسنا - هل يحدد هذا المخطط بالبلاستيدات الخضراء فقط أم يشمل الخلية كلها .

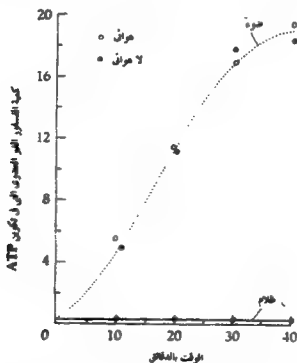
ونحن نعرف منذ أكثر من مائة عام أن التمثيل الضوئى مرتبط بالبلاستيدات الخضراء فقط - واعتقد العلماء لسنين عديدة أن تفاعلات الضوء تحدث فى البلاستيدات الخضراء فقط بينما تحدث تفاعلات اختزال CO_2 فى سيتوبلازم الخلية - وفى عام ١٩٥٤ م لاحظ الباحثون أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والتى وضعت تحت الظروف التجريبية الملائمة يمكنها تمثيل CO_2 - لذا فقد استنتج أن القوة التمثيلية assimilatory power أو القوة الاختزالية reducing power وهى NADPH واللازمة لإنبجاز اختزال CO_2 لا بد أن تكون موجودة أو تنتج داخل البلاستيدات الخضراء نفسها .

الفسفرة التمثيلية ضوئية (الفسفرة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Phosphorylation

أدى اكتشاف مقدرة البلاستيدات الخضراء المعزولة على تمثيل أو تثبيت غاز CO_2 - إلى فهم أو استيعاب أن هذه العضيات تحوى على الإنزيمات اللازمة لإنتاج جزيء ATP واللازم لتمثيل غاز CO_2 وإنتاج الكربوهيدرات .

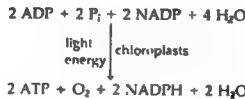
ولقد أثبت أرنون Arnon (4,5) أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والمضادة لها المقدرة على إنتاج جزيئات ATP واطلقوا على هذه العملية اسم الفسفرة الضوئية photophosphorylation أو الفسفرة الضوء تمثيلية phosphorylation photosynthetic ومن الجدير بالذكر أن تكوين معظم جزيئات ATP في الميتوكوندريا يتم عن طريق عملية الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation وتختلف عملية تكوين جزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات في البلاستيدات الخضراء في أنها مستقل عن التأكسيدات التنفسية - ويوضح شكل (٨ - ١٣) استقلال أو عدم اعتماد الفسفرة الضوء تمثيلية عن O_2 الجزيئى .



شكل ٨ - ١٣ : إندماج (اتحاد) الفوسفور الضوئى (P) في تكوين جزيء ATP في البلاستيدات الخضراء المهتمة (المكسرة) لاحظ اعتماد العملية على الضوء واستقلالها عن الأوكسجين (عملية الفسفرة الضوء تمثيلية)

والأهمية الحقيقية في شكل (١٣ - ٨) هي أن الطاقة الضوئية قد استغلت في تكوين جزيء ATP أو بعبارة أخرى أن الطاقة الضوئية تحولت إلى طاقة كيميائية - ولكن جزيء ATP هو أحد المتطلبات اللازمة لإنتاج الكربوهيدرات - ولا بد من توفر مختزل ما reductant ليمد العملية بالإلكترونات أو الهيدروجين :

وفي عام ١٩٥١ استطاع أرنون Arnon (٢) أن يثبت أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء لها المقدرة على اختزال نيكليوتيد البيريدين pyridine nucleotide وبعد ذلك أوضح الباحثون أن مركب NADPH هو نيكليوتيد البيريدين النشط والفعال في عملية التمثيل الضوئي (6) - ففي وجود الماء ومركب أدينوسين ثنائي الفوسفات (ADP) والأرثونوسفات (P_i) - اختزلت البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من NADP وتساعد O₂ كما في المعادلة :



وكما تدل هذه المعادلة وكذلك شكل (١٣ - ٩) على أن تصاعد مول واحد من O₂ يصاحبه اختزال مول واحد من المرافق الإنزيمي نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد فوسفات ويتأستر estrification مول واحد من الأرثوفوسفات .

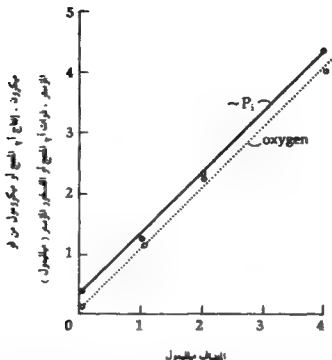
وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٠) ، (١٣ - ١١) فإن جزيئات الأدينوسين ثلاثي الفوسفات وجزيئات [نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد - الفوسفات - هيدروجين] هي مصدر الطاقة والقوة الاختزالية لتثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون .

ملاحظة : في عملية التمثيل الضوئي في البكتيريا يستبدل جزيء NADPH بجزيء NADH (٣٤) .

مخطط Z لانتقال الإلكترون والفسفرة الضوئية

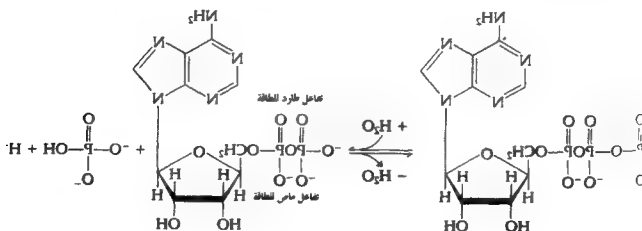
Z- Scheme: Electron Transport and Photophosphorylation

وسمى هذا المخطط بسبب شكله المشابه لحرف Z - لاحظ شكل (١٣ -



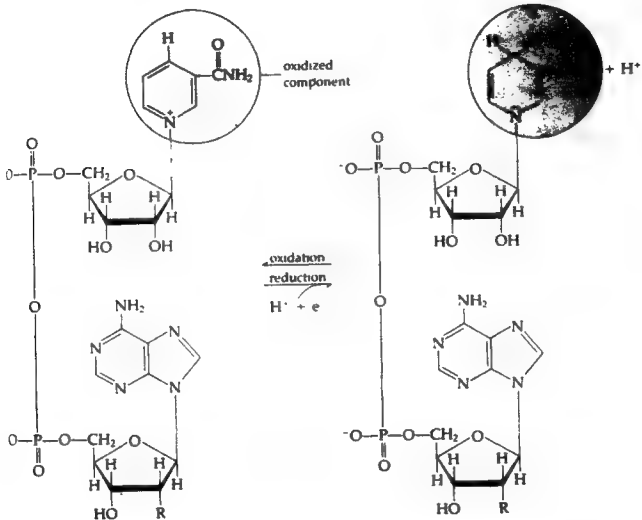
شكل ١٣ - ٩ : اندماج الفوسفور الغير عضوى لتكوين جزيء ATP وذلك في وجود تراكيزات مختلفة من NADP في الكلوروبلاستيدات المعزولة . لاحظ العلاقة الخطية المتوافقة بين كمية NADP التي أمدت بها الكلوروبلاستيدات وكمية الفوسفور الغير عضوى التي أدخلت أو اندمجت في تكوين ATP - لاحظ كذلك أن انطلاق O_2 من الكلوروبلاستيدات يكون متوازياً مع كمية الفوسفور الغير عضوى المندمجة في جزيء ATP

عن : D. Arnon, 1959. The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp., Biol. 11:181



شكل ١٣ - ١٠ : العلاقة بين ADP أدينوسين ثنائي الفوسفات ، ATP أدينوسين ثلاثي الفوسفات - لاحظ أن ATP يملك قدرأ من الطاقة أكبر (ADP) - وفي أثناء تحول جزيء (ATP) إلى (ADP) تنحدر الطاقة التي تستغل بالطرق المختلفة في الكائن الحي . لاحظ إنتاج الفوسفور الغير عضوى (Pi) والبروتون (H^+) وفي الكائنات الحية يعمل جزيء ATP كمصدر كبير وأساسي للطاقة الكيميائية .

(١٢) - وهو يوضح كيفية انتقال الإلكترون وإنتاج جزيئات (NADPH, ATP) وهذا المخطط يتكون من حصيلة العديد من الأبحاث لذا فهو عرضة لتغيرات وتفسيرات كثيرة - وعلى الرغم من أننا لن نستطيع أن نعطي كل التفاصيل والأفكار المختلفة للتفاعلات الكيموسوية وعلاقتها بهذا المخطط - ولكننا سنشرح الآراء الكبرى والمهمة ويجب أن نعرف أن العلماء جميعاً لم يتفقوا على التفاصيل ولا على تسلسل التفاعلات الوسطية .

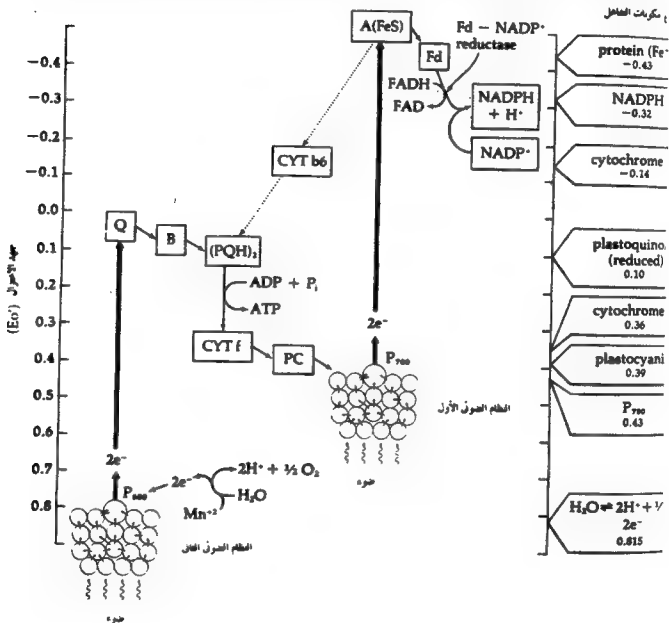


R equals OH; nicotinamide adenine dinucleotide (NAD^+) \longrightarrow NADH
R equals OPO_3H_2 ; nicotinamide adenine dinucleotide ($NADP^+$) \longrightarrow NADPH

شكل ١٣ - ١١ : تركيب مركب نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد - فوسفات (NADP) ومركب نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد (NAD) - والمركب الأول يختلف عن الثاني في أنه يحوى على الفوسفات على ذرة الكربون الثانية من السكر هذه المركبات الإنزيمية مهمة في عمليات الأكسدة - الاختزال (الأعمدة) في التحلل الضوئي (NADP) والتمثيل (NAD) - والمركبات المختزلة وهي $NADPH + H^+$ (NADPH) مهمة في اختزال وتثبيت CO_2 .

الفسفرة الضوئية الغير دائرية Noncyclic Photophosphorylation

ربما يكون انسياب الإلكترونات داخل التيلاكومات يبدأ في آن واحد لكل من النظامين الضوئيين وذلك من خلال التفاعلات المتكاملة والمتراطة بينهما وكذلك يرتبط بالنظامين انحلال الماء ضوئياً $\text{photolysis of water}$ - وهو الذي يمد النظام ككل بالإلكترونات اللازمة لإنتاج جزئ أدينوسين ثلاثي الفوسفات والمرافق الإنزيمي المختزل



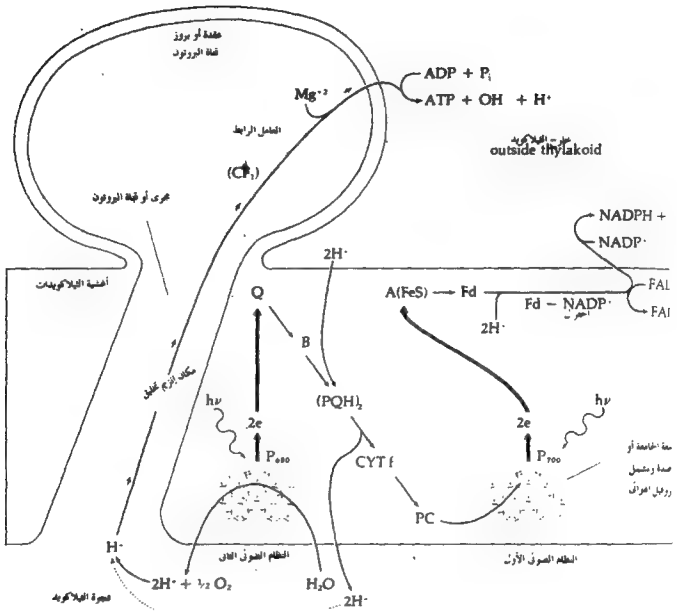
شكل ١٣ - ١٢ مخطط Z وهو يوضح انتقال الإلكترونات الذي يسببه الضوء في عملية التقيل الضوئي - ويوضح الفسفرة الدائرية والغير دائرية - الانسيابات هي PQ (بلاسكوكوينون) ، CYT_{b6} (سيكروم CYT_{b6}) ، PC (بلاسوساين) ، [A(FeS)] (المستقبل وهو البروتين الحامل للحديد والكبريت) ، Fe (فيريدوكسين) ، FAD (فلافين أدينين ثنائي النيكلويد) ، FADH₂ [الصورة المختزلة وهي فلافين أدينين ثنائي النيكلويد - ن] .

وهو نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد - فوسفات وهذا التكامل بين النظامين الضوئيين يشار إليه في العادة بالفسفرة الضوئية الغير دائرية ، وهي تمثل إحدى الوسائل لإنتاج الإدينوسين ثلاثي الفوسفات داخل الكلوروبلاستيدات ويمكن أن نشير إليها أيضاً بانتقال الإلكترون الغير دائري non- cyclic electron transport وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٢) - فبعد إثارة كلوروفيل أ (P 700) وهو الكلوروفيل الصائد أو القانص trap chlorophyll للنظام الضوئي الأول - فإن الإلكترونات تسرى أو تتدفق إلى مستقبل إلكترون أساسي أو ابتدائي غير معروف الهوية primary electron acceptor ويعتقد أنه بروتين حامل للحديد والكبريت ويرمز له [A (Fes)] وبعد ذلك تسرى الإلكترونات إلى الفيريديوكسين Ferredoxin وفي النهاية تذهب إلى [NADP+] فيختزل إلى [NADPH+H+] وللاختصار يرمز له بالرمز [NADPH] وانتقال الإلكترونات إلى [NADP+] يولد فراغاً أو تجويفاً في النظام الضوئي الأول - ويكمل هذا العجز عن طريق إثارة كلوروفيل أ (P 680) في الضوء الثاني - والخطوات التالية للتدفق أو القذف الضوئي للإلكترونات photoejection of electrons تشمل انتقالها إلى كلوروفيل أ (P 700) من خلال مجاميع من حوامل الإلكترون مثل (Q),(B) ، والبلاستوكوينون (PQ) plastoquinone (PQ)، سيتوكروم ف Cytochrome F (PC) البلاستوسيانين plastocyanin - أما حوامل (Q), (B) فهي مركبات غير معروفة التركيب والهوية حتى الآن .

وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٢) فإن البلاستوكوينون يقذف البروتونات ويمرر الإلكترونات إلى السيتوكروم ف - وفي هذا الموضع ينتج جزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات [لاحظ شكل ١٣ - ١٢ ، - ١٣] - والفراغ الذي تولد في النظام الضوئي الثاني يملأ بالإلكترونات الناشئة من انشقاق الماء ضوئياً وهكذا فإن مرور أو تدفق أو سريان الإلكترونات يحتاج إلى النظامين الضوئيين ويكون نتيجته تخليق كل من [NADPH,ATP] أو بعبارة أخرى فإن الإلكترونات تصرف وترشح لإنتاج هذين المركبين .

الفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic Photophosphorylation

يوجد طريق واحد - من الوجهة النظرية - لوقف فعالية الفسفرة الضوئية الغير دائرية - وهو إضاءة البلاستيدات الخضراء بموجات ضوئية طولها أكبر من ٦٨٠



شكل ١٣ - ١٣ : أغشية ثيلاكويدات البكتيريا أو الخبيثات توضح مكان الفسفرة الضوئية وربطها بتدفق الإلكترونات لإنتاج جزيء ATP) تسمى لنظرية ميتشل - العامل الرابط (CF) يعتقد أنه إنزيم ATP-ase (أدينوسين تراكاي فوسفاتاز) - (B) , (Q) غير معروفين الهوية والتركيب .

نانومتر - وتحت هذه الظروف فإن النظام الضوئي الأول ينشط - ولا تزال الإلكترونات من الماء ويتضح ذلك من نقص O_2 المتصاعد - وعندما يتوقف سريان الإلكترونات من الماء فإن الفسفرة الضوئية الدائرية تتوقف أيضاً ويترب على ذلك إعاقه تمثيل CO_2 - وبإعاقه تمثيل CO_2 فإن جزيئات [NADP] أى المرافق الإنزيمى

المؤكسد لا يصبح متاحاً أو ميسوراً كمستقبل للإلكترون .

وتنشيط النظام الضوئي الأول بالموجات الضوئية أطول من ٦٨٠ نانومتر يسبب سريان الإلكترونات من كلوروفيل (P 700) إلى المستقبل [A (Fes)] وعندما لا تسرى الإلكترونات إلى [NADP+] فإنها تسرى إلى السيوكروم ب٦ (CYT b₆) وهذا بدوره يميزها مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) عن طريق السيوكروم ف (CYTF) والبلاتوسيوانين (PC) لاحظ شكل (١٣ - ١٢) - وتوجد أدلة توضح أن البلاستوكوينون هو المستقبل الأساسي أو الأول للإلكترون من مركب [A (Fes)] بدلاً من السيوكروم ب٦ (CYT b₆) وهذا هو الأرجح لأن وجود البلاستوكوينون (PQ) يكون ضرورياً ولازماً لاستقبال البروتون عبر أو خلال أغشية الثيلاكويدات لإنتاج الإدينوسين ثلاثي الفوسفات .

وبالرغم من أن بعض المخططات توضح أن تخليق جزئ (ATP) في الفسفرة الضوئية الدائرية - كما هو متوقع نظرياً يحدث في موضعين هما بين [A (Fes)] والسيوكروم ب٦ - أما الموضع الثاني فهو بين سيوكروم ب٦ وسيوكروم ف - ولكن هذا لا يحتمل حدوثه دون توسط البلاستوكوينون . وبدل اصطلاح الفسفرة الدائرية الضوئية على أن دورة الإلكترون تبدأ من المانح وهو كلوروفيل (P700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإلكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإلكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) مع توليد جزئ ATP - ويعتقد أن الفسفرة الضوئية الدائرية تعطى قدرأ محدوداً من الإدينوسين ثلاثي الفوسفات - وفي شكل (١٣ - ١٣) فإن طريق الإلكترونات الغير معروف وواضح يشار إليه بالخط المنقط .

المستقبلات والمانح الأساسية (الابتدائية) للإلكترون

Primary Electron Acceptors and Donors

قبل أن نتقدم أبعد من ذلك في مناقشاتنا عن الفسفرة الضوء تمثيلية دعنا نلقى نظرة على الاختزال الضوء تمثيلية لمركب NADP أو photosynthetic NADP reduction - ففي أواخر عام ١٩٥٠ م اعتقد العلماء أن اختزال [NADP+] يرتبط مع عامل ذي طبيعة بروتينية ذائبة وجد في البلاستيدات الخضراء . ولاحظ أرنون Arnon (6) ومساعدوه أن هذا العامل يفضل اختزال [NADP+] وإطلاق O₂ وسمى [عامل اختزال NADP+]

أى NADP- reducing factor - ثم عزل هذا العامل وأطلق عليه اسم [نيوكليوتيد اليريدين الضوء تمثيلية الاختزال] أى photosynthetic pyridine nucleotide reductase (PPNR) وحيث أن له طبيعة ونشاط العوامل المساعدة - فإن نشاطه يظهر عند إضاءة البلاستيدات الخضراء (27) .

وفي عام ١٩٦٢ اكتشفت طبيعة (PPNR) واكتشف Tajawa & Arnon (٣١) أن (PPNR) أحد أفراد مجموعة البروتينات غير المهم وغير الثلاثين - لكنه بروتين يحتوى على حديد ويوجد بصفة عامة في البلاستيدات الخضراء ، ونحن نستعمل الاصطلاح العام وهو الفيريدوكسين Ferredoxin لوصف هذه البروتينات ، ولقد عزل العلماء بروتينات مختلفة من عائلة الفيريدوكسين Ferredoxin family من الكلوروبلاستيدات الخاصة بالعديد من النباتات - ولقد عزا العلماء لأفراد هذه العائلة العديد من الوظائف - ولقد عرف الفيريدوكسين سابقاً باسم [العامل المختزل للميثاموجلوبين] أو (methaemoglobin-reducing factor) وعرف كذلك باسم NAD- reducing factor - وكذلك باسم (PPNR) السابق الإشارة إليه وعرف باسم العامل المختزل للهيم heme-reducing factor أو اسم الإنزيم الأحمر red enzyme وقبل اكتشاف الفيريدوكسين كان يعتقد أن $[NADP^+]$ هو المستقبل الأول للإلكترونات وعلى أى حال فإن كلاهما لا يعتبر أن المستقبل الأول للإلكترونات من كلوروفيل (P700) وتوجد دلائل على وجود وسيط بين الفيريدوكسين والنظام الضوئي الأول وهو كما سبق الإشارة إليه مركب $[A (Fe)]$ وفي مخطط Z السابق اعتبر البلاستوكوينون هو المستقبل الأساسى أو الأول للإلكترونات المقذوف من كلوروفيل (P680) ويشك العلماء في كفاية جهد الأكسدة - الاختزال Oxidation- reduction potential أو الجهد الأخصدى redox potential لمركب البلاستوكوينون لكي يقوم بوظيفة المستقبل الأول أو الأساسى للإلكترونات من كلوروفيل (P 680) - ومن المعروف أن مركبات الكوينون quinones توجد بوفرة في البلاستيدات الخضراء فمن المحتمل أن أحد مركباتها يقوم بوظيفة المستقبل الأول . وفي شكل (١٣ - ١٣) يقوم الكوينون (Q) مقام المستقبل الأول الغير معروف والذي يطفى الإشعاع اللاصاف لكلوروفيل أ quenches the fluorescence of chlorophylla أما البلاستوكوينون فإنه يختزل باستقبال الإلكترونات من الكوينون خلال (B) وهو مستقبل غير معروف الهوية يكون مرتبطاً مع بروتين النظام الضوئي الثاني . أما البلاستوكوينون المختزل فإنه يؤكسد بانتقال الإلكترون إلى سيتوكروم ف (CYTF) - ويعتبر كل من (CYTF) والبلاستوسيانين plastocyanine وهو بروتين يحتوى

على نحاس - المانح المباشر للإلكترونات لكلوروفيل (P700) المؤكسد بالضوء (لأنه فقد الإلكترونات) - ويوجد كل من المركبين في أنسجة النباتات والطحالب التي تقوم بالتمثيل الضوئي - وكلا المركبين لهما جهد أحسدى يقارب جهد كلوروفيل (P700) وهو في حدود (٠,٤٣ فولت) - وتوجد دلائل تشير إلى أن البلاستوسيانين يكون في موضع أقرب من (CYTF) إلى المركز النشط للتفاعلات الضوئية لكلوروفيل (P700) في نظام الضوء الأول - لذا فإنه يعتبر أى البلاستوسيانين هو المانح المباشر لكلوروفيل (P700) المؤكسد ضوئياً - وفي هذه الحالة فإن السيتوكروم - ف (CYTF) يرسل الإلكترونات إلى البلاستوسيانين .

الآليات (الميكانيزمات) المقترحة لتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات

Proposed Mechanisms of ATP Formation

يرتبط سريان أو تدفق الإلكترونات بفسفرة جزئى الأدينوسين ثلاثى الفوسفات إلى الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتكوين الماء والأدلة على هذا الارتباط أسست على الملاحظات الآتية :

- (١) في وجود العوامل الفاصلة uncoupling agents يشط إنتاج (ATP) بينما يستمر سريان أو تدفق الإلكترونات بل في الغالب يزداد معدل التدفق - وعند إزالة العامل الفاصل فإن إنتاج (ATP) يسير جنباً إلى جنب مع خطوات انتقال الإلكترونات .
- (٢) عندما يعاق انتقال الإلكترونات باستخدام مبيدات الحشائش مثل diuron, Triazines, bis carbomates, Triazinones فإن عملية الفسفرة تثبط (أى إنتاج ATP)
- (٣) لاحظ العلماء أن أكسدة NADPH أو NADH في التنفس FADH تم في آن واحد مع تكوين (ATP) وعلى الرغم من أن العلماء قد درسوا باستفاضة سريان أو تدفق الإلكترونات مع ارتباطه بالفسفرة - لكنهم حتى الآن لم يوضحوا الآليات (الميكانيزمات) بالكامل - وعلى العموم فإن نتائج التجارب اقترحت النظريات التالية :

١ - الارتباط التكويني أو التركيبي Conformational Coupling

ويتركز على فكرة أن أغشية الميتوكوندريا أو ثيلاكويدات الكلوروبلاستيدات تعاني تغيرات تكوينية أو تركيبية سبباً حالات ذات مستوى طاقة عالى تساعد على تحرير الطاقة

لإنزيم ATP-ase [أدينوسين تراكى فوسفاتيز] الذى يحفز إنتاج (ATP) - ويجب أن نلاحظ أن إنزيم ATP-ase يحفز تحليل ATP إلى ADP والفوسفور الغير عضوى (Pi) - لكن هذا الإنزيم يعمل فى اتجاه التخليق إذا توفر له القدر الكافى من الطاقة . وتُظهر صور الميكروسكوب الإلكتروني الاختلافات التركيبية فى تركيب أغشية (الميتوكوندريا) أثناء نشاطها - لكن نقصنا دليل واضح يوضح العلاقة بين نشاط الأغشية وإنتاج الأدينوسين ثلاثى الفوسفات .

٢ - الارتباط الكيميائى Chemical Coupling

ظهرت هذه النظرية فى عام ١٩٦٠ م - وهى تقترح أن هناك بروتين رابط غير معروف الهوية يقوم بنقل الطاقة بين سريان الإلكترونات وتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتبعاً لهذه النظرية - فإن هذا العامل الرابط يعتقد أنه بروتين (CF) يكوّن فى البداية مركب أو معقد غنى بالطاقة مع أحد حوامل الإلكترون high-energy CF Complex ويشارك هذا المركب فى موضع الفسفرة فى سلسلة نقل الإلكترون وتكوين أو معقد [CF- carrier complex] هو تفاعل ماص للحرارة - ومصدر الحرارة اللازمة لإنجاز هذا التفاعل تأتى من الحرارة المتحررة أثناء انتقال الإلكترون . بعد ذلك يدخل مركب [CF- Carrier complex] فى تفاعل تبادلى وفيه تتبادل الفوسفات الغير عضوية (Pi) مع حامل الإلكترون لتكوين مركب [CF- p- Complex] - والذى بعد ذلك يحمر الفوسفات الغنية بالطاقة إلى مركب الأدينوسين ثلاثى الفوسفات ليكون الأدينوسين ثلاثى الفوسفات ، وبذلك يكون تكوين (ATP) عن طريق تفاعل ماص للحرارة ينجز أو-يتم عن طريق عامل رابط coupling factor بنقل الطاقة الخاصة بالإلكترون والذى اكتسبها من الضوء (فى حالة التمثيل الضوئى) أو من أكسدة المواد العضوية (تنفس) . وبالرغم من أن هذه النظرية توافق تأثيرات المثبطات والعوامل الفاصلة لكنها ليست فى قوة الربط الأزموكيميائية .

٣ - نظرية الربط الأزموكيميائية Chemiosmotic Coupling

وهذه النظرية لاقت قبولاً واستحساناً كبيرين لتفسيرها للفسفرة التأكسدية فى الميتوكوندريا ، وتلقى الآن أهمية كبيرة لتفسيرها عملية الفسفرة الضوئية فى أغشية الثيلاكويدات . ولقد اقترح ميشيل (23, 24) Michell فى عام ١٩٦١ م بعد ملاحظته أن أيونات الهيدروجين تنحدر من الميتوكوندريا المتنفسة على حساب الطاقة المنطلقة أثناء

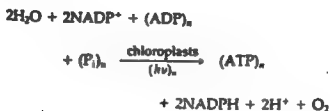
تدفق أو انتقال الإلكترونات - اقترح ميشيل Michou فكرة الربط الأزموميائي واقترح أن هناك تدرج في تركيز البروتونات عبر غشاء الميتوكوندريا ويرجع هذا إلى تراكم الهيدروجين على أحد جوانب غشاء الميتوكوندريا - وتراكم البروتونات يكون ضرورياً لانتقال الطاقة للتفاعل الماص للحرارة أو الطاقة وهو فسفرة (ADP) لإنتاج (ATP) - بعد ذلك استغل Jagendorf (19) هذه الأفكار لإنتاج ATP في البلاستيدات الخضراء - وأقام الدليل على أن تدرج [pH] غير أغشية الثيلاكويدات يشجع إنتاج (ATP) عندما وضعت البلاستيدات الخضراء في الظلام زد على ذلك ما أثبتته جاجندورف Jagendorf إن إضاءة البلاستيدات الخضراء تولد تدرجاً في تركيز (H^+) أثناء عملية التمثيل الضوئي - ويوضح شكل (١٣ - ١٣) أن حاملات الإلكترونات تكون موجودة في أغشية البذيرات أو الحبوب أو غشاء الجرانات grana lamella وأن عملية التحليل الضوئي أو الانشقاق الضوئي للماء تحدث داخل الثيلاكويدات - ويتنح كل من [NADPH, ATP] على جوانب الثيلاكويدات الملامسة للحشوة أو السداة (الأسستروما ومن مظاهر المخطط أو النموذج المهم شكل (١٣ - ١٣) هي حركية mobility البلاستوكوينون plastoquinone وهو الذي ينقل على الأرجح - الإلكترونات إلى سيتوكروم (CYTf) ويلتقط أيونات (H^+) على السطح الخارجي ويحرق كذلك البروتونات إلى قناة أو مجرى الثيلاكويد وبنقل البروتونات إلى الداخل وإنتاج البروتونات من تحليل الماء ضوئياً يسبب تجمع البروتونات في الداخل ويسبب كذلك تدرج في [pH] غير أغشية الثيلاكويد في اتجاه الحشوة (الخارج) حيث يكون تركيز الهيدروجين منخفضاً نسبياً - والغشاء نفسه يكون غير منفذاً للبروتونات المتركرة على جانب القناة والتي تمثل مصدراً للطاقة وتشبه بذلك الماء المتجمع خلف السد ، ويعتقد أن البروتونات تنساب من الداخل (داخل الغشاء) إلى جهة الحشوة (stroma) خلال ممر خاص من (CF) أعناق تنتهي بعقد أو بروزات على السطح الخارجي الذي يكون جهة الحشوة ، وهذه الأعناق أو العقد هي أماكن الفسفرة الضوئية ، وسريان البروتونات على طول التدرج يعطي الطاقة اللازمة للتفاعل التالي :



ويعتقد أن سريان الإلكترونات يرتبط بالفسفرة الضوئية من خلال نشاط إنزيم ATP-ase (يسمى أيضاً العامل الرابط) كما سبق توضيحه .

وكما هو واضح في شكل (١٣ - ١٣) فإن كل زوج من الإلكترونات تمر خلال

نظام نقل الإلكترونات أو سلسلة نقل الإلكترون ينتقل بروتونات عن طريق البلاستوكوينون المختزل ويتحلل جزئياً من الماء ضوئياً ويتراكم أربع بروتونات - ومن الوجهة النظرية ينتج جزئياً واحد من ATP لكل ثلاث بروتونات تمر خلال (CF) ، ومرحلة التفاعلات الضوئية للتمثيل الضوئي يمكن تلخيصها في المعادلة التالية والتي تمثل التفاعلات الكيموضوئية ، الفسفرة الضوئية ، الاختزال الضوئي والأكسدة للماء انحلال أو انشقاق الماء ضوئياً)



والمعادلة غير دقيقة بصفة عامة خصوصاً بالنسبة لإنتاج (ATP) - ونحن لا نعرف كم عدد جزيئات ATP المنتجة لكل جزئ O₂ المتصاعد ، وبعض الباحثين يعتقدون أن كل جزئ من O₂ المتصاعد يقابله إنتاج جزيئين من ATP ويعتقد آخرون في إنتاج أربع من ATP - وكذلك لم يتفق الباحثون على عدد كوانتات الضوء اللازمة لتثبيت جزئ واحد من CO₂ في فوسفات السكر ، ولقد اقترح Warburg في عام ١٩٢٢ م أن أربعة من الكوانتات الضوئية تكفي ولكن العديد من الباحثين لا يعتقدون في هذا الرقم - ويعتقد الكثير من علماء النبات أن المعادل « أو المكافئ » الكيموضوئي photochemical equivalence الذي اقترحه انشتين يتطلب فعالية مقدارها ١.٠٠٪ لذا يعتقد كثير من علماء النبات أن ثمانى كوانتات ضوئية على الأقل وربما أكثر من ذلك تكون ضرورية لكفاءة ٥٠٪ أو أقل (ثمانى كوانتات لكل عملية أربع إلكترونات) .

ومن المناقشات السابقة يتضح أنه يلزم من ٨ - ١٢ كوانتم ضوئي (فوتون) لإنتاج كمية من [NADPH, ATP] تكفي لتثبيت CO₂ - وبصفة تقريبية فإنه يلزم جزيئان من NADPH وثلاثة جزيئات من ATP لتثبيت جزئ واحد من CO₂ في فوسفات السكر .

الأسئلة

١٣ - ١ إشرح المساهمات المبكرة لكل من العلماء الآتية أسماءهم في فهم عملية التخليق الضوئي :

فان هلمونت Van Helmont ، ودورد Wood ward ، بريستلي priestley ، إنجن هوس Ingenhousz ، دي سوسر de Saussure ، ماير Mayer ، بلاكان Blackman ، هل Hill .

١٣ - ٢ ما هو مصدر الأوكسجين المنبعث أثناء عملية التخليق الضوئي ؟

١٣ - ٣ إشرح قانون بلاك وقانون أينشتين للمكافئ الكيموضوئي ؟ - ماذا أوضح هذين العالمين عن عملية امتصاص الضوء بالكلوروفيل ؟

١٣ - ٤ إشرح كيف يكون تصورنا لإثارة صبغة الكلوروفيل بالاستعانة بفهمنا لمبدأ بولي Pauli's exclusion principle

١٣ - ٥ على أى أسس تستطيع أن توضح تأثير إمرسون المشجع لعملية التمثيل الضوئي ؟

١٣ - ٦ أى الموجات الضوئية تكون مثل تشجيع عملية التمثيل الضوئي ؟ وضع الحقائق المدعمة لإجابتك

١٣ - ٧ ما هى أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة التأكسدية والفسفرة الضوئية ؟

١٣ - ٨ ما هو مخطط (Z) للبناء الضوئي ؟ ما هى نواتج التفاعلات الضوئية ؟ وكيف يستعمل بعضها في عملية تثبيت CO_2 ؟

١٣ - ٩ قد يولد انتقال الإلكترونات أثناء التفاعلات الكيموضوئية تجويفاً "hole" في النظام الضوئي الأول ماذا يعنى هذا ؟ وكيف يتخلص من هذا العجز ؟

١٣ - ١٠ وضع التفكير المعاصر الخاص بميكانيكية تخليق ATP في التيلاكوييدات الخاصة بالحبوب grana ؟

١٣ - ١١ في غياب CO_2 قد تحدث ظاهرة اللصف للكلوروفيل الخاص بورقة خضراء - أما في حالة وجود CO_2 - لا تلاحظ مثل هذه الظاهرة ؟ اعطى توضيحاً (تفسيراً) لهذه الظاهرة ؟

١٣ - ١٢ ما هى كمية الطاقة الضوئية اللازمة لإنتاج الطاقة الكيميائية لتثبيت جزيئاً واحداً من CO_2 في فوسفات السكر ؟ استعن بالمراجع الإضافية لمناقشة الإجابة

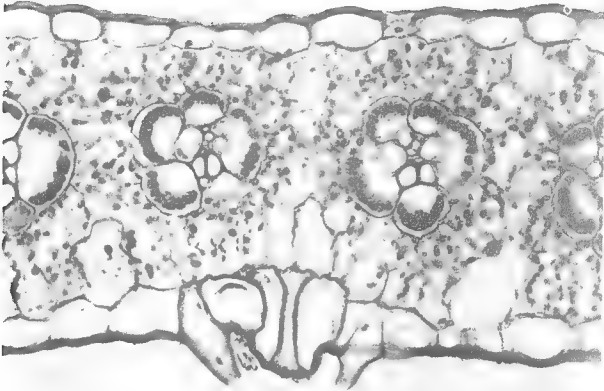
- ١٣ - ١٣ في أوقات محددة قد يرتفع مستوى CO_2 نسبياً في جو الصوب الزجاجية - بينما في بعض الأوقات الأخرى تكون كمية CO_2 منخفضة بدرجة محددة ليلة التمثيل الضوئي. وضح كيف تحدث هذه الظروف المتغيرة ؟
- ١٣ - ١٤ ما هي الإجراءات المتبعة للحفاظ على مستوى كافٍ من CO_2 في الصوب الزجاجية لعملية التمثيل الضوئي في الصوب الزجاجية ؟
- ١٣ - ١٥ ما هو دور أيون الكلور Cl^- في عملية التمثيل الضوئي ؟ ما هي العناصر الأخرى المشتركة بطريقة مباشرة في التفاعلات الضوئية ؟

قراءات مقترحة

- Anderson, J.M. 1975. The molecular organization of chloroplast thylakoids. *Biochim. Biophys. Acta* 416:191-235.
- Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261-295.
- Bearden, A.J., and R. Malkin. 1975. Primary photochemical reactions in chloroplast photosynthesis. *Q. Rev. Biophys.* 7:131-177.
- Bearden, A.J., and R. Malkin. 1977. Chloroplast photosynthesis: the reaction center of photosystem I. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:247-266.
- Blankenship, R.E., and W.W. Parson. 1978. The photochemical electron transfer reactions of photosynthetic bacteria and plants. *Ann. Rev. Biochem.* 47:635-653.
- Bolton, I.R. 1978. Primary electron acceptors. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., *The Photosynthetic Bacteria*. New York: Plenum Publishing.
- Dutton, P.L., R.C. Prince, D.M. Tiede, K. Petty, K.J. Kaufmann, T.L. Netzel, and P.M. Rentzepis. 1977. Electron transfer in the photosynthetic reaction center. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:213-327.
- Fajer, J., M.S. Davis, A. Forman, V.V. Klimov, E. Dolon, and B. Ke. 1980. Primary electron acceptor in plant photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 102:7143-7145.
- Feher, G., and M.Y. Okamura. 1978. Chemical composition and properties of reaction centers. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., *New York: Plenum Publishing*.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Malkin, R. 1982. Photosystem I. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:455-479.
- Malkin, R., and A.J. Bearden. 1979. Iron-sulfur centers of the chloroplast membrane. *Coord. Chem. Rev.* 28:1-22.
- Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



تثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون Carbon Dioxide Fixation and Reduction



قطاع عرضي لى ورقة اللوزة (Zea mays) يوضح تشريح غلاف الحزمة (الصفوة) Kranz anatomy

Courtesy of C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.



يتم إنتاج الـ (ATP) والمرافق. الإنزيم المختزل (NADP H_2) من التفاعلات الكيميائية - تثبيت CO_2 واختزاله إلى الكربوهيدرات .

ويرجع الفضل إلى ليبيج Liebig في وضع أول نظرية تخص اختزال CO_2 في التمثيل الضوئي - واقترح ليبيج أن الأحماض النباتية plant acids تشكل مركبات وسطية بين اختزال CO_2 والسكريات - ولكن ليبيج لم يقدم أى دليلاً تجريبياً يدعم هذه النظرية - والتي طورها نتيجة ملاحظاته فقط - فلقد لاحظ أن الفاكهة أثناء نضجها تكون حامضية أولاً ثم تصبح بعد ذلك ذات طعم سكري .

وقدم باير Baeyer (1) في عام ١٨٧٠ م أول نظرية تعارض نظرية ليبيج - واقترح باير في نظريته أن غاز CO_2 يختزل أولاً إلى الفورمالدهيد Formaldehyde ، بعد ذلك يتكاثف الفورمالدهيد Formaldehyde ، ليعطي السكريات - ولقد لاقت نظرية الفورمالدهيد قبولاً عاماً قوياً على الرغم من أنها لم تتل دعماً تجريبياً إلا قليلاً جداً - وفي الواقع فإن الفورمالدهيد يكون ساماً كاللعديد من النباتات ولو بتركيزات منخفضة جداً - كذلك وجد بوخناتز Paschnatz (36) أن نبات الألوديا Elodea وطحلب الكلوريللا chlorella ونبات أبو خنجر Tropaeolum ليست لهم المقدرة على استخدام الفورمالدهيد لتكوين السكر بل أنه وجد أن الفورمالدهيد بتركيزات منخفضة تصل إلى ٠,٠٠٣ ٪ يكون ساماً لكل من التنفس والتمثيل الضوئي .

المقضييات المشعة Radioactive Tracers

دعنا نعود إلى الوراء مع تلك الأبحاث الدراسات المبكرة قبل عهد كالفن Calvin:

من الجدير بالذكر أن « مسلك الكربون في التمثيل الضوئي » « Path of carbon in photosynthesis » لم يكشف نتيجة لنظرية واحدة ولكنه ظهر نتيجة للتجارب الدقيقة للعديد من المعامل ، واشتملت هذه التجارب على التحقق والتأكد من وجود كل منتج وسطي في هذا المسلك أو الطريق من البداية حتى اختزال الغاز إلى سكر ، ولعل مثل هذه التحليلات ، وبمحت هوية أو التركيب الكيميائي لهذه المركبات تشكل مشكلة جسيمة وذلك بسبب الدور المشترك والمزدوج للعديد من النظم الإنزيمية في عمليتي التنفس والتمثيل الضوئي كذلك بسبب الاختلاط الدائم للمركبات الوسطية بين عمليتي التنفس والتمثيل الضوئي ، وأصبح من الصعب تحديد انتهاء مركب ما لأى من العمليتين ،

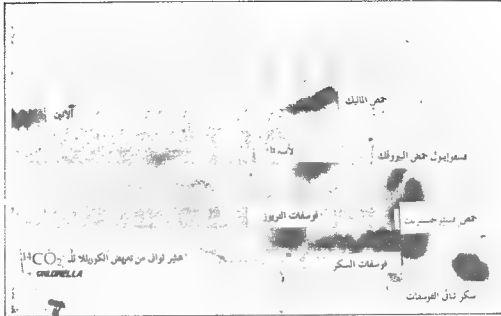
ووجدت الطرق والأجهزة العلمية في هذا الوقت من حل هذه المشكلة المعقدة . وظهر الاحتياج إلى طريقة لوسم Tagging المركبات ، وذلك في تجربة محددة الوقت - لكن حتى يقوم بعملية التمثيل الضوئي ثم تحديد الوضع الصحيح لهذه المركبات الموسومة في سلسلة التمثيل الضوئي .

ويعتبر استخدام الكربون المشع (radioactive carbon) هو أول خطوة على الطريق لحل هذه المشكلة (42, 43, 44) - وأظهرت مثل هذه التجارب أن تثبيت ثاني أكسيد الكربون المشع [$^{14}\text{C O}_2$] في أوراق الشجر وطحلب الكلوريللا يحدث في هذا الضوء والظلام ، وعلى العموم فإن تثبيت CO_2 في الظلام يستمر لفترة ثلاث ساعات فقط ، بعدها لا يحدث التثبيت في أوراق الشجر . ولقد عجز الباحثون الأوائل في الكشف والتحقق من هوية الناتج الأول initial product لعملية التمثيل الضوئي - ولكنهم تحققوا من أن هذه المركبات تحتوي على مجموعة كربوكسيل تحتوي على أغلب النشاط الإشعاعي . وبسبب قصر النصف - عمر half-life للكربون (^{14}C) وهو في حدود ٢٢ دقيقة . فإن العمل الرائد أو القيادي هؤلاء الباحثين كان محدوداً وقد تم حل هذه العقبة باستخدام نظير الكربون [^{14}C] وهو يقذف أشعة بيتا [B-ray emitter] ونصف - العمر له حوالي ٥٠٠٠ عام (43, 44) . وتوقفت أبحاث « اقتفاء أثر الكربون المشع » أثناء عملية التمثيل الضوئي - أثناء الحرب العالمية الثانية - وبعد انتهاء الحرب نشطت أبحاث استخدام $^{14}\text{CO}_2$ وقدم كل من Calvin & Benson (12) عملهما المشهور وهو التحقق من المركبات الوسيطة في عملية تمثيل وتثبيت CO_2 .

التصوير الإشعاعي الذاتي Radiomograph

وبجانب استخدام النظير المشع [^{14}C] استخدمت كذلك طرق تجمع بين الورق الكروماتوجرافي والتصوير الإشعاعي الذاتي ، وتتيح طرق الورق الكروماتوجرافي الفصل الجيد للكميات الصغيرة من المركبات الوسيطة من بين المعقدات المختلطة ، وتتيح طرق التصوير الإشعاعي الذاتي التحقق من هذه المركبات المفصولة على ورق الكروماتوجراف والتي تحتوي على النشاط الإشعاعي ثاني أكسيد الكربون المشع [$^{14}\text{CO}_2$] . وبم ذلك يتعرض ورق الكروماتوجرام لفيلم تصوير حساس ، فيعطى بقعاً عند اتصاله بالأماكن التي تحتوي على النشاط الإشعاعي (الكربون المشع) ، ويتم تحديد حسب الكميات النشطة إشعاعياً بإجراء نفس الطريقة على كميات معروفة ومعدة من الكربون المشع ^{14}C ثم تقارن الكثافة النسبية لكل من التجربة والمينة

المعروفة التركيز - ويمثل شكل (١٤ - ١) التصوير الإشعاعي الناتج لإحدى التجارب على التمثيل الضوئي .



شكل ١٤ - ١ : التصوير الإشعاعي الناتج للتمثيل الضوئي بعد عشر لوان من تعرض طحلب الكلوريللا لغاز أكسيد الكربون ($^{14}\text{CO}_2$) .

Courtesy of J.A. Bonham, Lawrence Berkeley Laboratory University of California, Berkeley.

طراز النباتات المستخدمة Type of Plants Used

استخدم كالفن ومساعدوه طحلي *Chlorella* & *Scenedesmus* [كلوريللا وسكينيدسموس] ويفضل هذان الطحليان المختصراوان خصوصاً في دراسات تمثيل CO_2 لما لهما من مميزات فهما من الطحالب الوحيدة الخلية الصغيرة ويمكن الاحتفاظ بهما تحت الظروف المعملية . هذا بالإضافة إلى أنه من الممكن أن تنمو في مستعمرات مزرعية ، وذلك يتيح عمل التجارب على مجاميع كبيرة من الطحلب وبذلك تقل الاختلافات الفردية ، والأهم من ذلك أن هناك كمية كبيرة من الأبحاث التي نشرت عن فسيولوجيا هذين الطحليين ، وكل هذه المميزات تجعل هذين الطحليين مادة بيولوجية مثالية وقابلة للتكرار ، وهذا عامل مهم لأي أبحاث تفصيلية للأبيض .

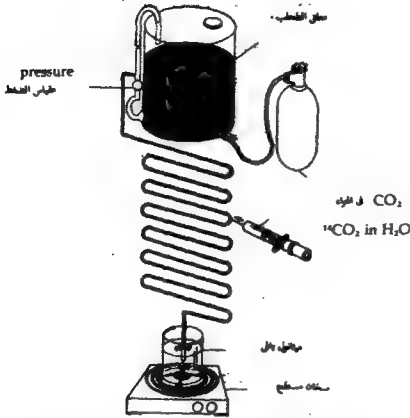
تسلسل تكوين المنتجات Sequence of Product Formation

لقد حل الباحثون أكثر من مشكلة فقد أوجدوا طريقة تسمح بتعرض الطحلب لثاني أكسيد الكربون المشع $[^{14}\text{CO}_2]$ لفترة وجيزة جداً وذلك للتحقق من المركبات الموسومة في أولى خطوات تمثيل $^{14}\text{CO}_2$ - ولقد وجد الباحثون حلاً بسيطاً وذكياً لهذه المشكلة فقد وضع معلق الطحلب $[\text{الكوليرا} \text{ أو سكينيدنميس } \text{chlorella or Scenedesmus}]$ في وعاء شفاف وسمح لها أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت ظروف ثابتة من الحرارة والضوء ، ودفع غاز CO_2 على هيئة فقاعات في هذا الوعاء تحت الظروف المثالية لكل من درجة الحرارة والضوء ، وبذلك نصل إلى حالة من الثبات لتمثيل CO_2 . بعد ذلك تمرر خلايا الطحلب خلال أنبوبة شفافة ضيقة إلى كأس به ميثانول يغل وبذلك ينتهي كل النشاط الأيضي .

وحسبت قيمة الوقت اللازم لعبور معلق الطحلب في الأنبوبة لذا حقن $^{14}\text{CO}_2$ في الأنبوبة في أماكن معلومة . فإن وقت تعرض الطحلب للكربون المشع يمكن حسابه ، ويختلف وقت التعرض من دقيقة حتى ١٥ ثانية ، وبعد قتل الطحلب في المستخلص الكحولي . يؤخذ لتحليله بالطرق السابق وصفها .

ولقد وجد أن اندماج الكربون المشع يكون ذا علاقة خطية مع مدة التعرض لغاز $^{14}\text{CO}_2$ - مما يدل على حدوث حالة من الثبات أو الاستقرار steady state لعملية التمثيل الضوئي . وشكل ١٤ - ٢ يوضح مخططاً يمثل الجهاز الذي استعمله كالفن ومساعدوه .

ولقد اتضح أنه إذا تعرض الطحلب لمدة خمس ثوان فقط لغاز $^{14}\text{CO}_2$ فإن أغلب الكربون المشع وجد في حمض ٣ - فسفوجليسيريك 3-phosphoglyceric acid (3PGA) وهو مركب ثلاثي الكربون - زد على ذلك فقد تركز أغلب الكربون المشع في مجموعة الكربوكسيل لهذا الحمض . أما إذا طالت مدة التعرض من ٣٪ إلى ٩٠ ثانية فإن أغلب الكربون المشع وجد في فوسفات الهكسوز (hexose phosphates) وكذلك في حمض ٣-فسفوجليسيريك (PGA) ، وحيث أن ذرتي الكربون الثالثة والرابعة لفوسفات الهكسوز تخضع على معظم النشاط الإشعاعي ، فمن المنطقي والمعتق أن نرجع أن هذا النشاط الإشعاعي نشأ من حمض ٣ - فسفوجليسيريك عن طريق ٣ - فسفوجليسيرالدهيد (3-phosphoglyceraldehyde) الذي يمكن أن يتكون منه ، فركتوز ١ ، ٦ - ثنائي الفوسفات (Fructose 1,6- diphosphate) ، وجلوكوز - ١ - فوسفات - 1-glucose



شكل ١٤ - ٢ : نظام تدفق الطحلب لدراسة وقت قصور غاز ($^{14}\text{CO}_2$)

Reprinted with permission from J.A. Bassham et al. 1954. J. Am. Chem. Soc. 76:1760. Copyright by the American Chemical Society.

phosphate - ويتكون النشا والسكروز^(١) من جلوكوز - ١ - فوسفات بطريقة مباشرة . والمرافق المختزل (NADPH_2) هو العامل المختزل أى الذى يقوم باختزال حمض ٣ - فسفوجليسيريك إلى ٣ - فسفوجليسيرالدهيد فى عملية التمثيل الضوئى .

وعلى الرغم من أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات المشتق أو الناتج من دورة كالفن يكون متناظراً فى النشاط الإشعاعى الكربونى لكن فوسفات الجلوكوز المتكون فى التمثيل الضوئى يكون غير متناظر فى النشاط الإشعاعى الكربونى (16, 21) . وبسبب عدم التناظر هنا فى النشاط الإشعاعى الكربونى لفوسفات الجلوكوز - فإن فكرة تكوين فوسفات المكسوز عن طريق تكتيف فوسفات الترايوز (triose phosphate) رأساً لرأس تبدو متناقضة مع ملاحظة أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات يبدو أنه يتكون بهذه الطريقة [أى تكتيف فوسفات الترايوز رأساً لرأس] . ويُسمى توزيع

(١) يتكون السكروز كسكر ثنائى من جزيء جلوكوز وجزيء فركتوز مع فقد جزيء ماء أما النشا فيكون من عدد غير محدود من الجلوكوز .

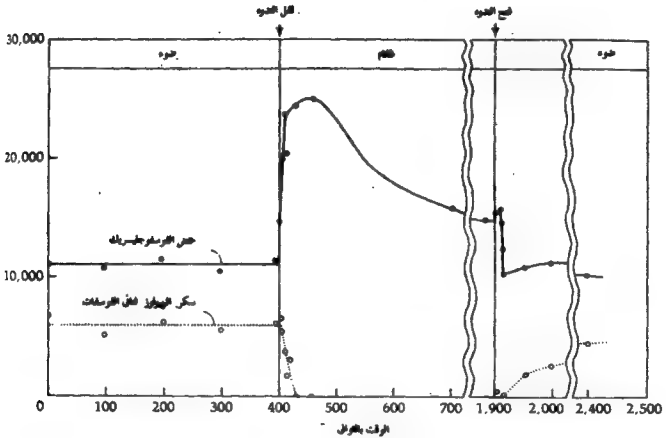
الكربون المشع الغير متناظر. في جزيء سكر الجلوكوز المتكون في التمثيل الضوئي بتأثير جيس Gibbs effect وهذا يؤدي إلى الاقتراح أن نصفى جزيء الجلوكوز يشتقان من مصدرين مختلفين من سكرات الترايوز (ثلاثية الكربون) وأن سكر الفركتوز لا يكون أصل الجلوكوز في التمثيل الضوئي .

المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون Initial Acceptor of Carbon Dioxide

ما هو المركب أو المركبات التي تعطى حمض ٣ - فسفوجليسيريك أو ما هو المركب الذي يعمل كمستقبل أولى لجزء ثاني أكسيد الكربون ؟ ولقد تحصل كالفن وينسون على دلائل تشير إلى أن المستقبل الأولى لجزء ثاني أكسيد الكربون هو مركب خماسى الكربون وهو سكر ريبولوز - ١ - ٥ ثنائي الفوسفات ribulose 1,5- diphosphate (Ru BP) ومن الثابت الآن علمياً أن سكر (Ru BP) أى ريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات تحدث له عملية كربوكسلة Carboxylation ثم ينشق إنزيمياً ليعطى جزيئين من حمض الفسفوجليسيريك (PGA) والإنزيم الذى يحفز هذا التفاعل هو إنزيم الكربوكسيليز الخاص بالسكر (RuBP) أى إنزيم (ribulose biphosphate carboxylase) وهو إنزيم واسع الانتشار فى الأنسجة النباتية التى تحدث بها عملية التمثيل الضوئي .

وجاء الدليل القوي على أن سكر (RuBP) هو المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون من دراسة توزيع الكربون المشع تحت ظروف الظلام والضوء . فالتغير من الضوء إلى الظلام يعطى تغيرات معنوية فى تركيز كل من حمض ٣ - فسفوجليسيريك ، وتحدث زيادة واضحة فى كمية حمض ٣ - فسفوجليسيريك ونقص واضح فى كمية سكر (RuBP) وشكل (١٣ - ٣) يوضح هذه العلاقة فى ظروف الإضاءة تحدث حالة الثبات أو الاستقرار steady-state أى أن كلاً من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3 PGA) وسكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات (RuBP) يتكونان ويتحطمان باستمرار وعند قطع الضوء يترتب على ذلك زيادة واضحة فى كمية الحمض (3PGA) وبدل ذلك على أن كربوكسلة هذا الحمض لا تتطلب كلا من [NADPH, ATP] المتكونين فى التفاعلات الضوء كيميائية ، ولكن التفاعل الذى يحول حمض ٣ - فسفوجليسيريك إلى ٣ - فسفوجليسيرالدهيد يعتمد اعتماداً كلياً على كل من [NADPH, ATP] وحيث أن هذين المركبين يوجدان بتركيزات صغيرة جداً للغاية . فإننا نعتقد أنهما يستعملان بسرعة كبيرة عندما يطفىء النور . لذلك يستمر تكوين حمض ٣ - فسفوجليسيريك حتى يستعمل مستقبل ثاني أكسيد الكربون [أى سكر RuBP] ، وعلى أى الحالات فإن

التفاعل الذي يستخدم حمض ٣ - فسفوجليسيريك يتوقف حالاً بمجرد قطع الضوء - ويزيادة كمية حمض ٣ - فسفوجليسيريك يحدث نقص سريع في سكر (RuBP) مما يدل على أن هذا السكر هو المستقبل الأول للجزيئات غاز CO_2 .



شكل ١٤ - ٣ : تأثير وجود أو غياب الضوء على تركيز كل من حمض ٣ - فسفوجليسيريك ، وسكر الريبوز - ١ ، ٥ - فوسفات

From J.A. Benson and M. Calvin, The Path of Carbon in Photosynthesis, © 1957. By permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

طريق أو مسلك كالفن وبenson Calvin-Benson Pathway

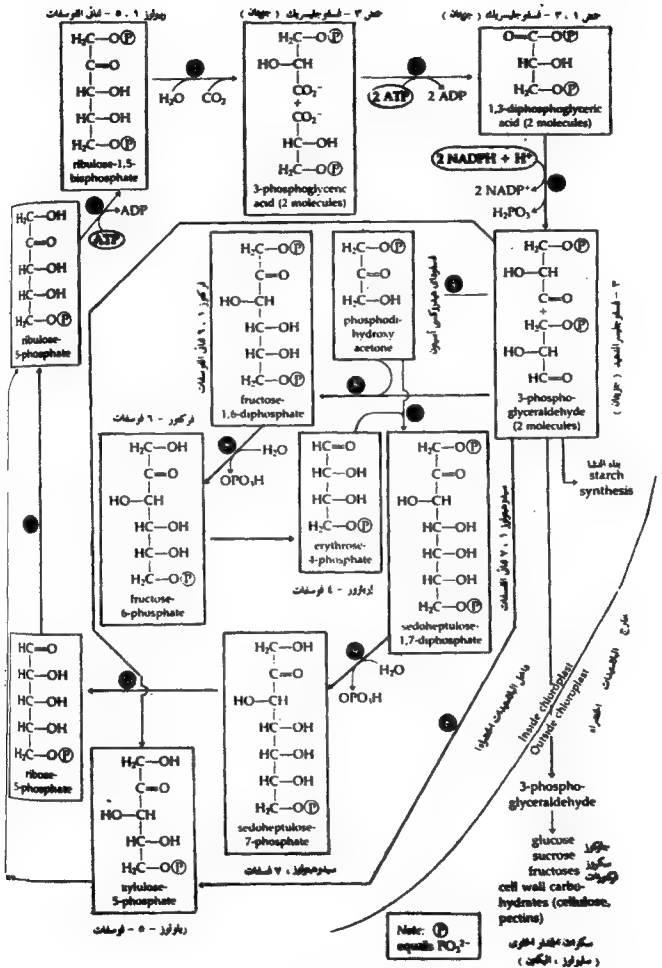
أثناء تقدير التركيزات النسبية للنشاط الإشعاعي للكربون في الهكسوزات Hexoses -

البتوزات Pentoses ، الهبتولوزات heptuloses والتي ينتجها الطحلب تحت الظروف المختلفة من الإضاءة استطاع كالفن ومساعدوه أن يخططوا المسلك الأيضي لتمثيل ثالي أكسيد الكربون metabolic path of carbon assimilation والذي يعرف بدوره كالفن وبنسون Calvin Benson Cycle (لاحظ شكل ١٤ - ٤) - وكما هو واضح في شكل (١٤ - ٤) فإن كل جزيئا من سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات 1,5 ribulose diphosphate يثبت جزئيا واحدا من غاز CO_2 مع إضافة الماء وينتج عن ذلك تكوين جزيئين من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3-PGA) - وينتج عن تحويل جزيئين من حمض (3 PGA) إلى حمض ١ ، ٣ - فسفوجليسيريك (1,3 PGA) استهلاك جزيئين من (ATP) يأتيان من تفاعلات الضوء ، ويحتاج كذلك تحويل سكر الريبولوز ٥ - فوسفات إلى ريبولوز ١ ، ٥ - ثنائي الفوسفات إلى جزء آخر من (ATP) يأتي من التفاعلات الضوئية أيضاً .

ويتحول جزيئ حمض ١ ، ٣ فسفوجليسيريك إلى جزيئين من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد - ويحتاج هذا التفاعل إلى جزيئين من [NADPH] . تنتج من التفاعلات الكيميائية ، وهكذا فإن كل جزيء من CO_2 يثبت ويحتل في عملية التمثيل الضوئي يلزمه ثلاث جزيئات من [ATP] وجزيئين من [NADPH] يأتون من التفاعلات الكيميائية .

ويحتل مركب ٣ - فسفوجليسيرالدهيد [3 PG ald] مركزاً محورياً في الدورة - وقد ينتقل هذا المركب خارج البلاستيدات الخضراء ويتحول إلى هكسوزات التي تتضمن وتعطي الجلوكوز ، السكروز ، الفركتوزان Fructosans وكربوهيدرات الجدار الخلوي - وربما يتحول إلى نشا داخل البلاستيدات الخضراء عن طريق فوسفات الهكسوز أو ربما يتحول (٣ - فسفوجليسيرالدهيد) إلى الحوض الأيضي (التجمعات الأيضية) metabolic pool .

وحسابياً فإن كل ست جزيئات تنتج من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد تستهلك ٩ جزيئات من (ATP) و ٦ جزيئات من [NADPH] ويثبت ثلاث جزيئات من CO_2 - ويدخل جزيء واحد من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد من الستة إلى الحوض الأيضي metabolic pool كنتاج صاف وكخام للنظم الأيضية المختلفة - أما الخمسة المتبقية فيحدث لها تحولات داخلية منتجة بذلك سكرات مفسفرة عظيمة تلزم لتخليق ثلاث



شكل ١٤ - ٤ : يوضح دورة كالفن - بيسون وإتريمانا

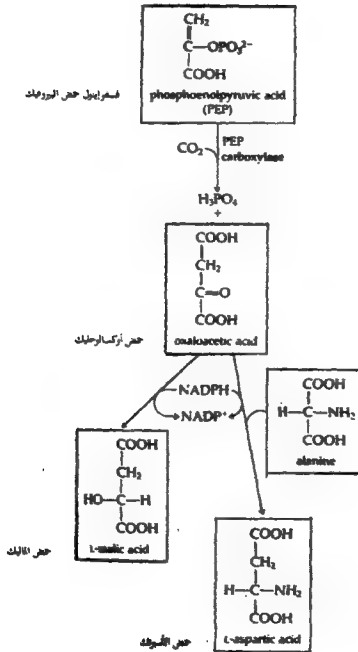
جزيمات من سكر الريبولوز - ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر اليبولوز - ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر اليبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات وهو الذى يستقبل CO_2 لتبدأ الدورة من جديد . وظل الاعتقاد لفترة من الزمن أن دورة كالفن وبنسون هى الدورة الأساسية الوحيدة التى تثبت بها النباتات غاز CO_2 . لذا تسمى النباتات التى تستخدم سكر (RuBP) كمستقبل أول لثنائى أكسيد الكربون - وتعطى مركباً ثلاثى الكربون (حمض ٣ - فسفوجليسريك) أى (3 PGA) - بنباتات كـ ٣ [C₃ plants] ولكن كما سنوضح بعد ذلك ، توجد العديد من النباتات تثبت الكربون بطريقة أخرى .

نباتات ك٤ وتثبيت ثنائى أكسيد الكربون (طريق ومسلك هاتش - سلاك)

C₄ Plants and Carbon Dioxide Fixation "Hatch- Slack Pathway"

فى بعض النباتات خصوصاً الاستوائية - يتركز أغلب الكربون المشع [^{14}C] ، بعد التعريض لفترة وجيزة لغاز ك $^{14}\text{CO}_2$ ، فى حمض المالك *malic acid* وحمض الأسيرتيك *aspartic acid* (17, 18, 23) . كذلك توجد كميات صغيرة جداً من الكربون المشع فى حمض ٣ - فسفوجليسريك مما يدل على أن هذا الحمض لا يشكل المركب الأول المبدئى لتثبيت CO_2 . هذا بالإضافة إلى أن إنزيم كربوكسيليز سكر اليبولوز ثنائى الفوسفات لا يكون موجوداً فى هذه النباتات (Ribulose Biphosphate Carboxylase) وهذا الإنزيم كما هو معروف هو المسئول عن كربكسلة سكر (RuBP) وتكرر أن هذا الإنزيم لا نشاط له فى أنسجة الميزوفيل (النسيج الوسطى) لأوراق هذه النباتات لكن وجود الإنزيم الذى يحفز تكوين فسفولينول حمض البيروفيك *phospho enolpyruvic acid* [PEP] من حمض البيروفيك *pyruvic acid* وجزء (ATP) وهو إنزيم كينيز فوسفات حمض البيروفيك *pyruvate phosphate kinase* ولقد وجد هذا الإنزيم بكميات وافرة فى هذه النباتات (48) . وترجع أهمية هذا الإنزيم إلى أنه يسبب تراكم (PEP) فسفولينول حمض البيروفيك والذى تحدث كربكسلته ليعطى حمض الأوكسالوخليك *oxaloacetic acid* . وأولى خطوات هذه الدورة بنائها كل من كورتشاك وهارت ، وبلر : Kortschak, Hartt & Barr (23) ولقد أقاموا الدليل على أن نباتات قصب السكر تثبت CO_2 فى أحماض الأسيرتيك ، والمالك . ثم أكمل الأبحاث كل من هاتش وسلاك Hatch & Slack (17, 18) : - وأهم ما توصلوا إليه أنهما أوضحا عدم استقرار أو ثبات حمض الأوكسالوخليك الموسوم *oxaloacetic acid labeled* وهو أول ناتج لعملية كربكسلة فسفولينول حمض البيروفيك

(PEP) بعد ذلك اقترح هذان العالمان مساراً جديداً لتثبيت عن طريق كربوكسلة فسفولينول حمض البيروفيك - وبما أن المنتجات تكون مركبات رباعية الكربون وهي حمض الأوكسالوخليك ، حمض الماليك وحمض الأسبرتيك aspartic acid لذا تسمى هذه النباتات التي تحدث بها هذه الطريق من تثبيت CO_2 نباتات C_4 [C₄ plants] لاحظ شكل (١٤ - ٥) .

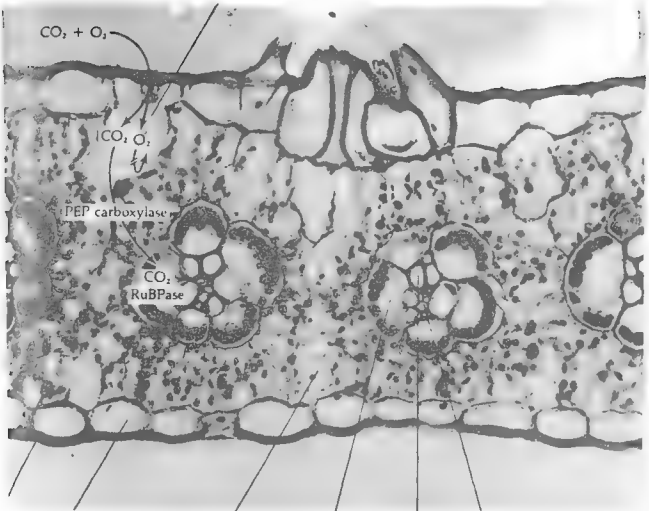


وتشرح أوراق هذه النباتات (نباتات ك) تحمل ملامح تدل على أبيض المركبات رباعية الكربون [C₄ metabolism] - فهذه الأوراق لا تشبه تشريحاً أوراق نباتات ك₃ [C₃ plants] والتي تثبت CO₂ عن طريق دورة كالفن وبنسون فقط ، وتتميز أوراق نباتات ك₄ والتي يحدث بها دورة Hatch & Slack بأن الحزم الوعائية الورقية تحاط بغلاف من الخلايا البرانشيمية تسمى غلاف الحزمة (bundle sheath) ويحيط بغلاف الحزم الخلايا المفككة للنسيج الأسفنجي (النسيج الوسطى) - ويسمى غلاف الحزمة المحكم الترتيب باسم الضفيرة Kranz. وهي كلمة ألمانية تعنى كورونة الزهور أو ضفيرة الزهور التي تقدم أمام الموق (تعرف إنجليزياً "Wreath") - والصفائر تعتبر من الخصائص التشريحية لنباتات ك₄ مثل قصب السكر والсорجم (الذرة الرفيعة) والذرة maize - والعديد من نخيليات وعشيات المناطق الاستوائية ، وكذلك العديد من الأنواع النباتية الأخرى [لاحظ شكل ١٤ - ٦] .

كذلك توجد في أوراق هذه النباتات (نباتات ك) والتي تحدث بها دورة هاتش - سلاك - نوعين من البلاستيدات الخضراء - ففي داخل غلاف الحزمة الوعائية توجد بلاستيدات خضراء كبيرة - وعادة ينقصها البذيرات (الحبوب) grana ، وتحتوى على العديد من حبيبات النشا . أما خلايا النسيج الوسطى فتحتوى على بلاستيدات خضراء أصغر وذات بذيرات (حبوب) واضحة محددة well-defined grana . ولكنها لا تراكم النشا . لاحظ شكل (١٤ - ٧)

وتتميز خلايا النسيج الوسطى لنباتات ك₄ بالنشاط العالى لإنزيم phosphoenol pyruvate Carboxylase - وهذا الإنزيم يحفز تثبيت CO₂ مع الفسفواينول حمض البيروفيك [PEP] ليعطى حمض الأوكسالوخليليك oxaloacetic acid . وعلى النقيض من ذلك فإن خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) تتميز بالنشاط العالى لإنزيم (RuBP carboxylase) كربوكسيليز سكر الريبيلوز ثنائي الفوسفات والإنزيمات الأخرى الخاصة بدورة كالفن وبنسون . وتتوفر أدلة الآن تدل على أن أوراق نباتات ك₄ مقسمة إلى أقسام أو أجنحة وكل قسم له عمل خاص بتثبيت CO₂ - فمثلاً البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطى التي تقوم بتثبيت CO₂ عن طريق أو من خلال دورة هاتش - سلاك . أى الأحماض رباعية الكربون [C₄ acids] . بينما تقوم البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزم بتكوين السكريات المفسفرة والنشا ، ويوضح شكل (١٤ - ٨) العلاقات التشريحية وتسلسل التفاعلات في نباتات C₄ - ويلاحظ في هذا الشكل مسارات التخليق ونزع مجموعة

صورة أنت القدر (صورة القدر)
 ivity : إلى حدة أنت القدر (

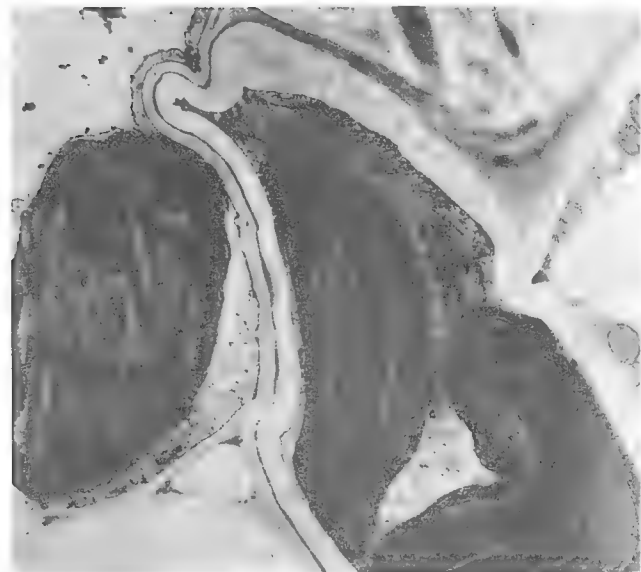


الشكل ٦ :
 الخشب
 الخلية الوسطى
 خلايا الحزمة
 الخلية السطحية
 الخلية السطحية (الخلية)
 الخلية السطحية (الخلية)

شكل ٦ - ٦ : قطاع عرضي في ورقة الليرة توضح تشرح الخلية (Kranz) الأمل أو الخلية - وتسمى خلايا الحزمة وهو يتكون من خلايا برانشية محكمة الغريب تحيط بكل حزمة وعالية - وخلايا الحزمة لا يعرض للحر - وتقع الليرة بين العروق وبذلك تساهم في تظليل الخلية العلوية .

Courtesy of C.J. Hillman, The Pennsylvania State University.

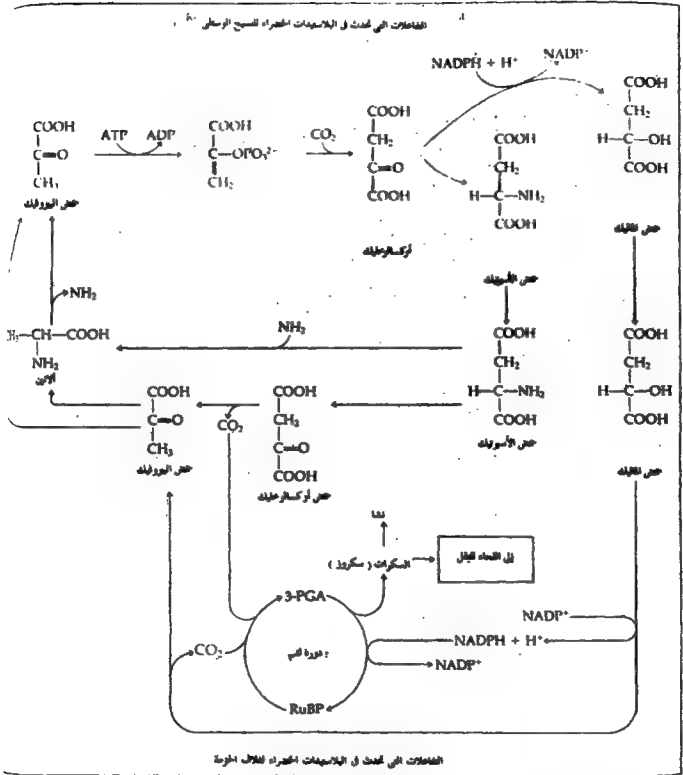
الكربوكسيل decarboxylation لنواتج عملية تثبيت CO_2 [أى حمض المالك ،
 الأسيتيك] . ومن المعروف أن النباتات تنتج إحدى هذين الحمضين كمنتج أساسي



شكل ١٤ - ٧ : قطاع في ورقة قصب السكر - يوضح بلاستيدة خضراء لغللاف الخزمة (الصفرة) في الجهة اليمنى - كذلك بلاستيدة خضراء للنسيج الوسطى - في الجهة اليسرى - لاحظ وفرة البثورات (grana) في البلاستيدة الخضراء للنسيج - قوة التكبير $\times 24000$ مرة .

Photo courtesy of W.M. Laetoch, University of California, Berkeley.

لسر هاتش سلاك^١، وينقل أحد هذين الحمضين من خلايا النسيج الوسطى إلى البلاستيدات الخضراء لغللاف الخزمة حيث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل، وتحرر CO_2 في هذا التفاعل، ويدخل دورة كالفن - بنسون - ويكون نتيجة ذلك هو إنتاج لسكرات المفسفرة، السكروز، النشا، والظاهرة الغريبة أن النباتات تكون ذات



شكل ١٤ - أ : مسار دورة C₄ للتمثيل الضوئي يعتمد على إنتاج حمض المالكك أو إنتاج حمض الأسيريك .

نشاط تمثيلي ضوئي عالي (أي إنتاج السكريات المفسفرة) ، وذلك لأن إنزيم كربوكسيلاز - سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات (RuBP carboxylase) ذو ميل ضعيف للارتباط

بمادة تفاعله وهي سكر (RuBP) - ولكن بزيادة تركيز CO_2 نتيجة لنشاط إنزيم كربوكسيلاز فسفويلينول حمض البيروفيك PEP carboxylase يعوض الميل الضعيف لارتباط إنزيم RuBP carboxylase لسكر (RuBP) - زد على ذلك فإن مكان إنزيمات دورة كالفن - بنسب تكون موجودة في خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) وبذلك يتكون النشا في غلاف الحزمة ، ومثل هذا النوع من التقسيم في العمل يولد حالة مواتية وفعالة لتحولات المواد الكربوهيدراتية ، ويمثل وكأنه ميناءاً لتحميل وتصدير السكر إلى اللحاء .

الأبيض الحمضي للنباتات العصارية المشحمة (الأبيض الحمضي التشحيمي)

Crassulacean Acid Metabolism

بعض النباتات مثل الودنة Kalanchoe والصبار (الأجاف Agave) والحي حلم (السادوم Sadum) والتي تنمو في البيئة الحمضية ستكون سيقانها لحمية ويكون معدل النتح من الأوراق منخفضاً . لذا تسمى بالنباتات العصارية Succulents ، وكثير من هذه النباتات العصارية تكون نباتات ك₄ والتي تثبت CO_2 في حمض المالك ، ولكن هذه النباتات ليس لها التركيب التشريحي الخاص بنباتات C₄ أي غلاف الحزمة أو الضفيرة kranz anatomy .

ومن الجدير بالذكر أن العلماء عرفوا قبل اكتشاف أبيض C₄ في نباتات قصب السكر . إن النباتات العصارية من عائلة (rassulaceae) أثناء تثبيتها لغاز CO_2 تكون حموضة أو بعبارة أخرى يرافق التمثيل الضوئي تكوين حموضة (أي تكوين أحماض رباعية الكربون) C₄ acid formation ومن ثم سميت العملية «الأبيض الحمضي للنباتات العصارية المشحمة» Crassulacean acid metabolism وبخلاف نباتات C₄ الأخرى . فإن النباتات العصارية المشحمة تثبت CO_2 أثناء الليل . لأن ثغور هذه النباتات تكون مغلقة بالنهار ومفتوحة بالليل ، وبسبب هذا العامل وظروف الليل البيئية وما تسببه من انخفاض في معدل النتح . فإن هذه النباتات [CAM plants] لها المقدرة على العيش في الصحراء والمناطق القاحلة .

ولقد أوضح ليتش (Leitch 26) أن نسبة المساحة السطحية إلى الحجم تكون منخفضة في هذه النباتات ، وتعتبر هذه صفة تركيبية مهمة للاحتفاظ بالماء ولكنها ليست ضرورية للتبادل الغازي الفعال ، وتوجد هذه النباتات في مناطق تتبادل فيها فترات الجفاف

والمطر . ويجب أن نتذكر مرة ثانية أن تثبيت غاز CO_2 يحدث في الظلام وتتكون الحموضة (acidification) ، ويحدث تكوين المواد الكربوهيدراتية أثناء النهار (التخلص من الحموضة) deacidification على الأرجح في داخل خلايا النسيج الوسطى mesophyll cells ، أو بعبارة أخرى أن هذه النباتات لا يحدث بها تقسيم العمل بين الأنسجة [أى دورة ك₃ لا تحدث في خلايا غير التي تحدث فيها ك₄] ، كما يحدث عادة في نباتات ك₄ السابق الإشارة إليها . وربما يرجع تقسيم العمل بين الخلايا والأنسجة النباتية في نباتات ك₄ إلى الارتباط بمعدل النمو السريع في هذه النباتات والذي يكون أساسياً للتنافس بين هذه النباتات ونباتات البيئة المتوسطة mesophytes خصوصاً في مواسم توفر الماء - زد على ذلك أن المقارنة بين نباتات التمثيل الحامضى (C_3 , C_4 , CAM) تظهر تشابهاً وفروقاً أخذاً بين هذه الطرز المختلفة (لاحظ جدول ١٤ - ١)

جدول ١٤ - ١ خصائص ومراح التمثيل الضوئي لنباتات C_3 و C_4 والتمثيل الحامضى (CAM)

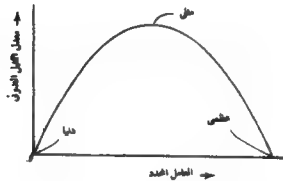
yes	C_3	C_4	CAM
anatomy	No	Yes	No
acceptor	RuBP	PEP	PEP
fixation product	3-PGA	Oxaloacetic acid C_4 acids	Oxaloacetic acid and other C_4 acids
boxylase	RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase
fixation*	Light*	Light*	Darkness: C_4 cycle; light: C_3 cycle
inhibition of photosynthesis	Yes	No	Yes
protoplasts	One structure	Two structures	!!
photorespiration	High	Low (bundle sheath cells only)	Very low
respiration	High	Low	Very low
activity	Low to high	High	Low to high
compensation point	High (25-100 ppm)	Low (0-10 ppm)	Low (0-5 ppm)
temperature (30-40°C)	Inhibits	Promotes	Promotes
effect on CO_2 uptake			

* عمل الرهم من أن تثبت CO_2 قد يحدث في الظلام إلا أن الكمية الحدية من الغاز في الهواء تكون كبيرة بسبب وفرة وجود الـ NADPH, ATP الناتجان من تفاعلات الضوء - كذلك النطاق الضوئي في الهواء مما يسهل التبادل الغازي .

العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئي

Factors Affecting Photosynthesis

تشبه عملية التمثيل الضوئي العمليات الكيميائية وفسولوجية الأخرى حيث تتأثر بالعوامل البيئية المحيطة بها . وتبعاً لنظرية الثلاث نقط أو الثلاث قيم الأساسية three cardinal points التي اقترحها ساكس في عام ١٨٨٠ م - توجد قيمة صغرى minimum ومثل optimum وعليا maximum لكل عامل يؤثر على عملية التمثيل الضوئي . فمثلاً لكل نوع نباتي درجة حرارة صغرى أو دنيا تحتها لا تحدث عملية التمثيل الضوئي ، ودرجة حرارة مثل عليها يحدث أقصى معدل للتمثيل الضوئي ، ودرجة حرارة قصوى أو عظمى فوقها لا تحدث عملية التمثيل الضوئي . يوضح شكل (٩ - ١٤) هذه العلاقة بيانياً - وعندما طبق العلماء هذه النظرية على التمثيل الضوئي ، وجدوا تذبذباً (تقلباً) في القيم أو النقط المثلى optimums - فقد وجد العلماء اختلاف التركيز الأمثل من CO_2 من تجربة إلى أخرى دون ملاحظة تغير الظروف الخاصة بالضوء والحرارة في هذه التجارب



شكل ٩ - ١٤ : نظرية النقط أو القيم الثلاثة الأساسية .

وبالطبع لا يمكن أن يتعامل الباحثون مع العوامل الخارجية التي تؤثر على التمثيل الضوئي بمفردها أى كل عامل بمفرده ولكن لا بد أن يؤخذ في الاعتبار علاقة العوامل بعضها مع بعض .

وظلت المشكلة حتى أوائل القرن العشرين حين اقترح بلاكمان Blackman نظرية العوامل المحددة principle (theory) of limiting factors وهي محورة من قانون الغلة

المتناقصة لليبيج *liebig's law of the minimum* وتقول نظرية العوامل المحددة يتحدد معدل العملية التي يتحكم فيها أكثر من عامل بأقل هذه العوامل أو بمعنى آخر عندما تتوقف سرعة عملية ما على عدد من العوامل فإن سرعة هذه العملية تتحدد بأبطأ هذه العوامل سرعة .

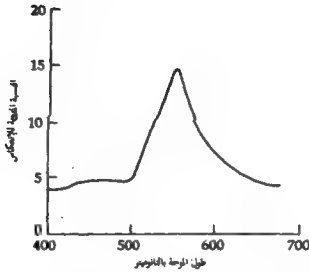
ففي حالة التركيزات المنخفضة من العامل المحدد ، توجد علاقة تناسب طردية بين معدل العملية وكمية العامل المحدد ، ولكن في حالة التركيزات العالية من هذا العامل - لا توجد مثل هذه العلاقة . وترجع أهمية مساهمة بلاكان العلمية في أنه اكتشف أن تأثير العوامل الخارجية التي تؤثر على معدل عملية التمثيل الضوئي يمكن قياسها كل عامل على حدة (فردياً) وذلك في مجال حدود معينة أى يكون تأثير هذه العوامل تقريبياً .

وأهم العوامل التي تؤثر على معدل التمثيل الضوئي هي الضوء ؟ درجة الحرارة ؟ والماء والعناصر الغذائية .

الضوء Light

يستطيع النبات أن يمتص ويستخدم جزءاً بسيطاً من الإشعاع الكهرومغناطيسي الساقط على الورقة وكما هو معروف أن لكل صبغة طيف امتصاص خاص ، وإذا فحصنا أطيايف الامتصاص للصبغات الكبرى في الورقة [كلوروفيل أ ، ب ، بيتا - كاروتين] - نستطيع أن نفهم بسهولة لماذا يكون لون الأوراق أخضر - وحيث أن الكلوروفيل له ذروات امتصاص في مناطق الضوء الأحمر والأزرق من الطيف المنظور أو المرئي . كذلك البيتتا - كاروتين له ذروة امتصاص في المنطقة الزرقاء . لذلك يكون معظم الضوء المنعكس يكون في المنطقة الخضراء ، معطياً بذلك الأوراق لوناً أخضراً . وأظهرت أبحاث بلنجس وموريس Billings & Morris (5) على وجود ذروة انعكاس (reflectance peak) على موجة طولها ٥٥٠ نانومتر - وعلى هذه الموجة يتعكس حوالى ١٥٪ من الضوء الساقط على الأوراق (لاحظ شكل ١٤ - ١٠)

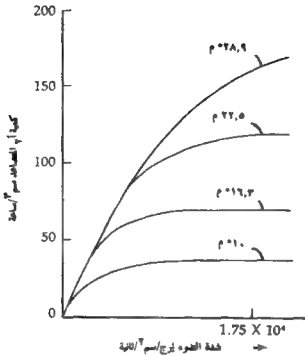
ويحدث ارتفاع حاد في نسبة الانعكاس يبدأ على موجة طولها ٦٧٥ نانومتر ويصل إلى مسطح plateau على موجة طولها ٧٢٥ نانومتر ، وعلى هذا المسطح plateau يتعكس حوالى ٥٠٪ من الضوء الساقط ، وبصفة عامة فإن خواص الانعكاس العامة تكون واحدة تقريباً لجميع الأوراق الخضراء ، وعلى أى الحالات فالبيئة المحيطة بالورقة وخواص سطحها تؤثر على كمية الضوء المنعكسة - فمثلاً نجد زيادة النسبة المئوية للانعكاس إلى



شكل ١٤ - ١٠ : النسبة المئوية للامتصاص لأوراق اليلج (*Syringa vulgaris*)

From W. Billings and R. Morris. 1951. Am. J. Bot. 38: 327.

٢٦,٦٪ على الموجة ٥٥٠ نانومتر في البيئة التي تسمح بالتعرض للضوء بدرجة كبيرة مثل الصحراء . كذلك نجد نسبة امتصاص أكبر في الأوراق السمكية ، ونسبة أقل من الضوء النافذ. transmitted light [وهو الضوء الذي يمر بالكامل خلال الأوراق] - وذلك بالمقارنة بالأوراق الرقيقة - ويبلغ متوسط الضوء النافذ أو المار خلال الأوراق الخضراء حوالي ١٠٪ من الضوء الأبيض الساقط والخالل من الأشعة تحت الحمراء (38, 47) والأوراق بصفة عامة تكون منفذة للأشعة تحت الحمراء والأشعة الحمراء البعيدة Far-red light (40) . وعلى ذلك فقد وجد الباحثون أن متوسط إنفاذ الأوراق يكون في حدود ٢٥ - ٣٥٪ من ضوء الشمس الساقط بما في ذلك الأشعة تحت الحمراء infrared وتوجد علاقة مباشرة بين معدل التمثيل الضوئي وشدة الإضاءة بشرط عدم وجود عامل آخر محدد للعملية . فإذا رسمنا رسماً تخطيطياً يوضح العلاقة بين معدل التمثيل الضوئي وشدة الضوء ، فإننا نجد علاقة مباشرة طردية على درجات شدة الإضاءة المنخفضة ، فإذا زادت شدة الإضاءة ، فإن معدل العملية يقل بسبب وجود بعض العوامل المحددة الأخرى ، أو بسبب التأثيرات الضارة لشدة الإضاءة العالية . كذلك بسبب الوصول إلى نقطة التشبع point of saturation والتي عليها يظل معدل التمثيل الضوئي ثابتاً ويوضح شكل (١٤ - ١١) العلاقة بين معدل التمثيل الضوئي وشدة الضوء على مستويات مختلفة من درجات الحرارة .

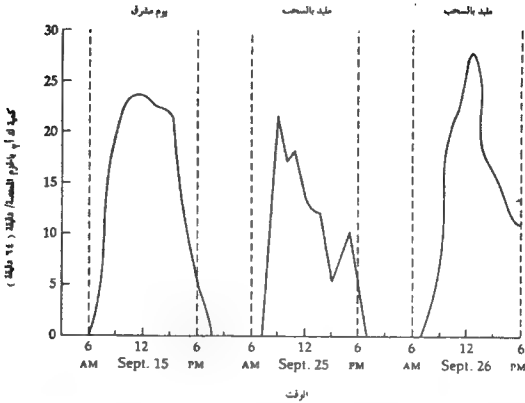


شكل ١٤ - ١١ : تأثير زيادة شدة الإضاءة على معدل التمثيل الضوئي لطحلب الكولومبلا - عند درجات حرارة مختلفة .

From E. Wassink et al. 1937. Enzymologia 5: 100.

ومن الجدير بالذكر أن معظم القياسات التي أجريت عن معدل التمثيل الضوئي على شدة الإضاءة المختلفة قد تمت، تحت الظروف المعملية . ولكن عند إجراء هذه الدراسة تحت الظروف الحقلية الطبيعية فلا بد من الأخذ في الاعتبار بعض المتغيرات فمثلاً في ظروف اليوم المشرق المشمس ، فإن تركيز CO_2 في الجو يكون هو العامل المحدد للعملية وليست شدة الإضاءة ، ولكن في الأيام ذات السحب الممتدة فإن الضوء ربما يكون هو العامل المحدد (شكل ١٤ - ٢) .

ويجب أن يؤخذ في الاعتبار متغيراً آخر وهو تظليل النباتات لبعضها أو حتى تظليل الأوراق الخارجية للداخلية للشجرة الواحدة . وكما سبق أن ذكرنا فإن الأوراق تنفذ الأشعة دون الحمراء ، لذا فإن النباتات التي تنمو في أرضية الغابة يصلها ضوءاً غنياً بالأشعة الطويلة وذات شدة ضعيفة مما يجعل الضوء هو العامل المحدد تحت هذه الظروف .



شكل ١٤ - ١٢ : التمثيل الضوئي للغاز CO_2 في ثلاثة أيام للرسم الحجازي alfalfa - يوم ١٥ سبتمبر كان مشرقاً - يوم ٢٥ سبتمبر ، يوم ٢٦ سبتمبر كان ملبداً السُحب - AM = قبل الظهر ، PM = بعد الظهر .

Reprinted by permission from M.D. Thomas and G.R. Hill. 1949. In J. Franck and W.E. Loomis, eds., *Photosynthesis in Plants*. Ames: Iowa State University press.

ولقد درس هينيك وشيلدرز (19) Heinicke & Childers معدل التمثيل الضوئي لشجرة تفاح تحت الظروف الطبيعية ، ووجدوا أن معدل التمثيل الضوئي يزداد بصفة ثابتة وذلك بزيادة شدة الإضاءة حتى تصل إلى شدة ضوء الشمس الكامل . كذلك وُجد أن شدة الإضاءة المساوية لربع شدة إضاءة الشمس الكاملة في موسم الصيف (٢,٥٠٠ - ٣,٠٠٠ شمعة/قدم) تكفي للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئي لورقة واحدة من نبات الذرة (54) . وبلون شك فإن الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى من ذلك ، للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئي للشجرة الكاملة أو النبات الكامل يرجع إلى عدم حصول الأوراق الداخلية على الإضاءة الكاملة . ومن الجدير بالذكر أن الأوراق تفقد من ٩٠ - ٩٥٪ من الضوء الممتص على هيئة حرارة ، والجزء المتبقى هو الذي يستغل في التفاعلات الكيميائية.

وتختلف النباتات فيما بينها في كمية الطاقة الإشعاعية اللازمة لتوازن التمثيل الضوئي مع التنفس ، وكثافة الضوء التي يتسأوى فيها استغلال كمية CO_2 المنطلقة من التنفس

مع كميته المستعملة في التمثيل الضوئي تُسمى بنقطة التعويض الضوئي Light Compensation point ونقطة التعويض الضوئي تختلف من نوع إلى آخر ، ويجب أن يتجاوز النبات هذه النقطة لكي يعيش وينمو ويتطور .

- وتختلف شدة الضوء المثل اختلافاً كبيراً تبعاً للأنواع النباتية . فمثلاً تنمو نباتات الظل shade plants في الأماكن المظلمة بينما بعض النباتات الأخرى تحتاج إلى التعرض لضوء الشمس الكامل (النباتات المشمسة sun plants) وعلى النقيض من نباتات الشمس (تشمل العديد من نباتات المحاصيل) فإن نباتات الظل ذات نقطة تعويض منخفضة جداً ، وتقوم بعملية التمثيل الضوئي بمعدل تحت على شدة الإضاءة المنخفضة - وهذا يدل على تشبع النظم الضوئية photosystems تحت شدة إضاءة منخفضة بالمقارنة بنباتات الشمس .

وبعض النباتات تتكيف للمعيشة في الظل مثل صنوبر تدا Pinus taeda (6) ، فبادرات هذا النوع تتكيف للظل عندما تنمو تحت مظلة الأشجار الكبيرة في حين أن البادرات الكبيرة والأشجار الصغيرة لا تملك المقدرة على أن تعيش تحت نفس الظروف .

وتتميز أوراق نباتات الظل بخصائص مورفولوجية وتشريحية عن نباتات الشمس ، وكما هو متوقع فإن النباتات التي تنمو تحت مظلة الغابة forest canopy تكون أوراقها رقيقة وذات مساحة سطحية كبيرة وتحتوى على كلوروفيل أكثر بالمقارنة بأوراق نباتات الشمس ، وتميز نباتات الظل كذلك بسيقانها الطويلة ونموها الموجه للضوء .

ومن المهم أن نلاحظ أن نباتات كـ_٤ والتي يكون أغلبها نباتات شمس sun plants أى لها نقطة تعويض عالية . هذه النباتات تظهر معدلاً عالياً من التمثيل الضوئي تحت ظروف الإضاءة الملائمة ، وعلى النقيض من ذلك فإن نباتات كـ_٣ تكون نقطة تشبعها على شدة إضاءة تساوى نصف شدة إضاءة ضوء الشمس الكامل ، وعلى الرغم من أننا لا نعرف السبب في هذا الاختلاف ولكن يمكن فهمه على أسس فهمنا لفسيولوجيا نباتات كـ_٣ ، كـ_٤ .

ويرجع الاختلاف كما نتوقع إلى كفاءة التمثيل الضوئي photosynthetic efficiency التي تتميز بها نباتات C₄ - والتي تتعلق بدرجة التشبع العالية لنظم جمع الطاقة الضوئية وكذلك إلى العلاقة الحجمية لمراكز التفاعل بالنسبة لحجم الوحدة التمثيلية photosynthetic unit size (PSU) وحجم الوحدة الضوء تمثيلية يكون صغيراً في نباتات

كـ ونباتات الشمس ولكنه أكبر في نباتات كـ ونباتات الظل .

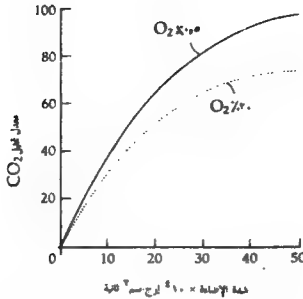
وكما هو معروف إذا زادت شدة الضوء الساقط على الأوراق عن حد معين فإن الكلوروفيل يتأكسد ضوئياً (photo oxidation) وتعرف هذه الظاهرة كذلك باسم التشميس solarization وتعتمد ظاهرة التشميس (الأكسدة الضوئية) على وجود O_2 - وتظهر بوضوح عند نقل نباتات الظل إلى ضوء الشمس الكامل فتصبح الأوراق مصفرة ثم تموت . والتفسير الوحيد لهذه الظاهرة هو أن جزيئات كثيرة جداً أكثر من اللازم من الكلوروفيل تثار بالطاقة الضوئية وفي وجود O_2 فإنها تصبح قابلة للأكسدة (22, 49, 58) ومن المعروف أن وجود الكاروتينويدات و CO_2 يؤثران على درجة الأكسدة الضوئية فغاز CO_2 يبطئ الأكسدة الضوئية ، ولقد وجد أن زيادة تركيزه تؤدي إلى رفع شدة الإضاءة التي تحدث عليها الأكسدة الضوئية (20) . كذلك تلعب الكاروتينويدات دوراً واقعياً واقترح بعض الباحثين (15) أن الكاروتينويدات تعمل كمواد مضادة للأكسدة antioxidants أى لها أفضلية التفاعل مع O_2 النشط - كذلك قد تمتص الكاروتينويدات الطاقة الضوئية وتصرفها (تحولها) عن الكلوروفيل عن طريق تشتيتها كحرارة . لذا فإن الكاروتينويدات تعمل كقناة Channel لتصرف الطاقة الزائدة التي امتصت بجزيئات الكلوروفيل .

وعلى الرغم من أن الكاروتينويدات تلعب دوراً مهماً في وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية إلا أن العديد من نباتات الظل ما زالت لا تقى نفسها من ضوء الشمس الكامل .

الأوكسيجين وتثبيط التمثيل الضوئي والتنفس الضوئي

Oxygen and Inhibition of Photosynthesis and Photorespiration

في عام ١٩٢٠ م نشر العالم الألماني الشهير فاربرج Warburg تقريراً يعتبر أن O_2 يثبط عملية التمثيل الضوئي ، وعلى الرغم من أن العملية اكتشفت في الطحالب أولاً - إلا أن هذه الظاهرة منتشرة في النباتات الأرضية - وفي الواقع فإن تركيز O_2 الجوى يكون مثبطاً للتمثيل الضوئي . وأظهرت أبحاث مك إليستر ومايرز McAlister & Mayers (28) تأثير التركيز المنخفض والمرفوع للأوكسيجين على عملية التمثيل الضوئي (شكل



شكل ١٤ - ١٣ : تأثير تركيز O_2 على معدل عملية التمثيل الضوئي لنباتات القمح على درجات مختلفة من شدة الإضاءة .

From E. McAlister and J. Myers. 1940. Smithsonian Miscellaneous Collections 99, no. 6.

ولم يفهم تأثير فارنبورج Warburg effect أو تثبيط التمثيل الضوئي بالتركيزات العالية من O_2 حتى عام ١٩٦٠ م . على الرغم من أن الباحثين قد تقدموا بالعديد من الاقتراحات لتفسير هذه الظاهرة . وأحد هذه الاقتراحات أن O_2 يشجع التنفس ، وبذلك يتنافس كف من التنفس والتمثيل الضوئي على المركبات الوسطية اللازمة لكلتا العمليتين . أما الاقتراح الثاني فيقول أن كلاً من O_2 ، CO_2 يتنافسان على الهيدروجين وبذلك يحتزل الأوكسيجين بدلاً من CO_2 (15) .

وأظهرت الأبحاث التي أجريت من عام ١٩٦٠ م - ١٩٧٠ م ، أن معدل التنفس إذا قيس باستهلاك O_2 أو خروج CO_2 - لنباتات كـ في الضوء كان ضعف معدل تنفسها في الظلام . كذلك فقد لاحظ الباحثون أن هذا [التنفس الضوئي] light respiration كان مشابهاً للتنفس الهوائي والذي يحدث في العديد من النباتات والحيوانات والذي يتميز باستهلاك CO_2 وخروج CO_2 ، ولكن في حالة التنفس الضوئي لا يحدث تحرر للطاقة (لا يحدث تكوين جزيء ATP من عملية الفسفرة) .

وسمى هذا النوع من التنفس بالتنفس الضوئي photorespiration ، نظراً لمشابهته للتنفس الحقيقي من وجهة التبادل الغازي (استهلاك O_2 وخروج CO_2) .

وخلافاً للنسيج المتوسط لأوراق نباتات كـ تبدي معدلاً عالياً من التنفس الضوئي .

تحت ظروف شدة الإضاءة العالية وتركيز CO_2 المرتفع ودرجة الحرارة العالية أما نباتات ك؛ فلها مقدرة منخفضة من التنفس الضوئي .

وفي عام ١٩٧١ م أوضح كل من أورجن وبولز Orgen & Bowes (35) تأثير فاربورج حيث يبين أن O_2 يؤثر على إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات RuBP carboxylase ومادة تفاعله سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات (RuBP) . ففي وجود O_2 يقوم الإنزيم بأكسدة الريبولوز ثنائي الفوسفات إلى حمض الفسفوجليكوليك [شكل ١٤ - ١٤] . لذا يتنافس كل من O_2 ، CO_2 على سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات وبذلك يقل معدل تثبيت CO_2 ويقل معدل تخليق السكريات المفطرة ، وتحدث العملية بالكامل (الفسفرة الضوئية) في ثلاث عضيات هي البلاستيدات الخضراء والبروأكسيزومات peroxisomes والميتوكوندريا . ففي البلاستيدات الخضراء حيث تعمل دورة كالفن - بنسون - يثبث CO_2 باتحاده مع سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات (RuBP) ليعطى جزيئين من حمض ٣ - فسفو جليسيريك (3 PGA) - وزيادة درجة الحرارة وشدة الضوء يزداد معدل تثبيت CO_2 زيادة طردية . وإذا كان تركيز CO_2 عالياً يصبح الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى قبل الوصول إلى نقطة التشبع . فإذا كانت شدة الإضاءة كافية يؤكسد جزيء سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات إلى جزيء من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3 PGA) وجزيء من حمض فسفوجليكوليك phosphoglycolic acid . وهذا التفاعل يحفزهُ إنزيم ريبولوز ثنائي الفوسفات كربوكسيليز RuBP Carboxylase ويكون نتيجته تكوين جزيء واحد فقط من حمض فسفوجليسيريك (3 PGA) لكل جزيء من O_2 مثبت وذلك بالمقارنة بجزيئين من حمض ٣ فسفوجليسيريك (3 PGA) في حالة تثبيت جزيء واحد من CO_2 .

بعد ذلك يتحول حمض الفسفوجليكوليك إلى حمض الجليكوليك glycolic acid عن طريق تفاعل إنزيم الفوسفاتاز phosphatase ، وينتقل حمض الجليكوليك إلى البيروأكسيزومات وفيها يؤكسد إلى حمض الجلي أوكسيليك glyoxylic acid عن طريق إنزيم أوكسيديز حمض الجليكوليك glycolic acid oxidase وينتج عن هذا التفاعل فوق أكسيد الهيدروجين . ويتحول حمض الجلي أوكسيليك glyoxylic acid إلى الحمض الأميني الجليسين glycine وتحرر O_2 في هذا التفاعل . ويتفاعل جزيئان من الجليسين لينتج الحمض الأميني السمين وتحرر CO_2 . وفي داخل الميتوكوندريا يتم أيض السمين وتحوله إلى كربوهيدرات أو يدخل في تركيب البروتين . كذلك من الممكن أن يعاد السمين إلى البلاستيدات الخضراء ليستغل كمركب ثلاثي الكربون يدخل في كربون حمض الفسفو جليكوليك phosphoglycolic acid .

ومن المناقشات السابقة عن التنفس الضوئي ، نستطيع أن نفهم الآن لماذا يكون التنافس بين O_2 ، CO_2 سبباً في تثبيط التمثيل الضوئي في نباتات C_3 .

ومن الجدير بالذكر أنه في نباتات C_4 على الرغم من أن البلاستيدات الخضراء الضغفيرية (غلافات الحزمة) تكون حساسة لتثبيط O_2 لكن حوض الأحماض رباعية الكربون C_4 acid pool وهي أحماض المالك والأستريك - يمد البلاستيدات الخضراء بكمية كافية من CO_2 لتقلل تنافس O_2 وآثره المثبط ، وبذلك يقل التنفس الضوئي في خلايا غلاف الحزمة .

والتنفس الضوئي عملية فقد وخسارة لأن الكربون في التنفس الضوئي يستخدم لتجديد سكر ريبولوز ثنائي الفسفات (RuBP) بدون الحصول على مكسب في تخليق المادة الكربوهيدراتية سواء للتخزين أو لاستخدامها في التنفس لتحرير الطاقة .

وعلى شدة الإضاءة العالية نسبياً فإن نباتات C_3 يقال أنها تشبعت saturated . وذلك لأن معدل التنفس الضوئي يتساوى مع معدل التمثيل الضوئي وعلى شدة الإضاءة العالية يسود التنفس الضوئي مع قلة تثبيت CO_2 (يقل التمثيل الضوئي) . ومن الجدير بالذكر أن كمية CO_2 المتحررة من التنفس الضوئي تكون مساوية لكمية CO_2 التي لم تمثل ضوئياً بسبب تثبيت O_2 - وكمية CO_2 المنتجة فعلاً في التنفس الضوئي تكون هي المتحررة من تكوين حمض السيرين من جزيئين من حمض الجلوسين .

وعلى النقيض - فإن شدة الإضاءة العالية تكون فعالة في تخليق [NADPH, ATP] عن طريق الفسفرة الضوئية ، ويستخدم كلاً المركبين لإعادة بناء سكر الريبولوز ثنائي الفسفات [RuBP] لاستخدامه في التنفس الضوئي وتثبيت CO_2 في التمثيل الضوئي .

أما حمض السيرين فإنه قد يدخل في تكوين البروتين أو قد يتحول إلى مادة كربوهيدراتية وذلك بتحويله إلى حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3-PGA) . ومن المهم أن نعرف أن حمض ٣ - فسفوجليسيريك قد ينتج من الأحماض ثلاثية الكربون - ومن حمض الجليكوليك glycolic acid ، وحمض جلي أو كسيليك glyoxylic acid ، الجلوسين ، السيرين . وتكوين حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3-PGA) من هذه المركبات يسمى بدورة أو مسلك الجليكولات glycolate cycle .

وبعض الفسيولوجيين النباتيين يعتقدون أن التنفس الضوئي نشأ كاستجابة لتراكم الفسفوجليكولات (phosphoglycolate accumulation) وكيميائية منظمة لمستويات

السكريات المفسفرة ، وكذلك كيميائية لتنظيم الانتقال بين الخلايا - والتحويلات الداخلية للكربوهيدرات والبروتين [الجليكولات إلى الجليسين إلى السيتين إلى حمض الفسفوجليسريك] - وعلى أى الحالات فنحن ما زلنا لا نعرف وظيفة التنفس الضوئي في النبات .

ثاني أكسيد الكربون Carbon Dioxide

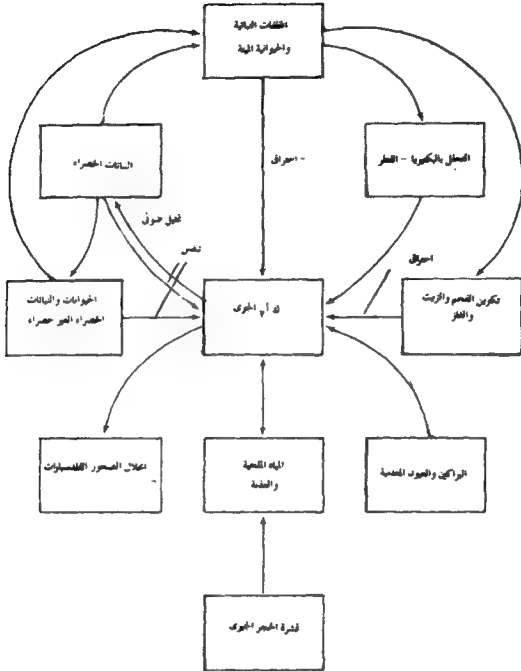
يوجد CO_2 بتركيز منخفض في الهواء الجوى ٠.٠٣٪ أو ثلاثة أجزاء لكل ١٠,٠٠٠ جزء ويكون هذا التركيز ثابت تقريباً وكافى لإمداد النبات بالغاز ، ويرجع ثبات نسبة CO_2 في الهواء الجوى لوجود مصادر أخرى لهذا الغاز خلاف تنفس الحيوانات .

أحياطى ثاني أكسيد الكربون Carbon dioxide reservoir

تعتبر البكتيريا الموجودة في التربة والمياه العذبة والمحيطات هي أهم مصادر CO_2 ، فهي تحلل وتؤكسد المخلفات العضوية وبذلك يتحرر الكربون الموجود في المادة العضوية إلى الجو مرة ثانية على صورة CO_2 وتتجاوز كمية CO_2 المنتجة بهذه الطريقة كمية CO_2 الناتجة عن تنفس الحيوانات ، ويوجد CO_2 كذلك في المياه العذبة ومياه المحيطات على صورة حمض الكربونيك الذائب (H_2CO_3) . لذا تعتبر المياه أحد مخازن CO_2 المهمة . والمصدر الثانى لغاز CO_2 لكنه أقل في الأهمية هو احتراق الوقود الذى يحرق مئات الآلاف من الأطنان من CO_2 في الجو كل عام ويكون تركيز CO_2 في المدن الصناعية أعلى من المدن الغير صناعية .

وخلال العصر الكربونى Carboniferous Age منذ ٣٠٠ مليون عام عاشت النباتات أزهى عصورها على الأرض ، فكانت الأرض تشبه صوبة زجاجية جوها غنى بالرطوبة وغاز CO_2 ، وبلغ تركيز CO_2 في هذا العصر ٢٠٠ - ٣٠٠ مرة قدر تركيزه هذه الأيام . وبسبب زيادة عملية التمثيل الضوئي في العصر الكربونى ، فإن ملايين الأطنان من الكربون قد دخلت في تكوين أنسجة النباتات وتجمعت كميات كبيرة من المواد النباتية تحت الطين والمستنقعات حيث الظروف غير مواتية للتحليل ، وهى الآن تشكل مناجم الفحم وآبار البترول في عصرنا الحالى .

وتشكل مياه المحيطات مصدراً مهماً لغاز CO_2 وهو ميسور ومتاح للنباتات لكى



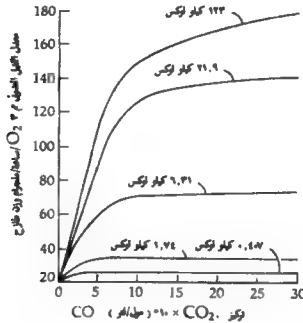
شكل ١٤ - ١٥ : دورة الكربون في الطبيعة

ثاني أكسيد الكربون والنباتات Carbon dioxide and plants

درس العلماء انتشار CO_2 خلال ثغور النباتات لمدة أطول من ستين عاماً وفي الحقيقة تعتبر الثغور هي الممر الأساسي لدخول ك أ. في الأوراق وحركة الثغور تعتبر عاملاً مهماً لتنظيم دخول CO_2 وخروج O_2 (التبادل الغازي) - ويحترق O_2 الأدمة

بسهولة. cuticle - بينما يعاقق نفاذ CO_2 في طبقة الأدمة . لذلك فإن تنظيم فتح وغلق الثغور يعتبر عاملاً مهماً لنشاط التمثيل الضوئي خصوصاً في نباتات كـ ٣ والتي تدمج CO_2 مباشرة في المركبات الوسطية للسكريات المفسفرة .

وأظهرت دراسات كل من كرزلى (24, 25) Kreusler وبراون واسكومب (9) Brown & Escombe وبانتانيلي (37) Pantanelli عن وجود علاقة كمية كبيرة بين تركيز CO_2 ومعدل عملية التمثيل الضوئي - فمثلاً توجد زيادة في معدل التمثيل الضوئي بزيادة تركيز CO_2 تحت ظروف ثلاث درجات مختلفة من شدة الإضاءة - ويوضح شكل (١٤ - ١٦) هذه العلاقة .



شكل ١٤ - ١٦ : تأثير تركيز CO_2 على معدل التمثيل الضوئي تحت شدة إضاءة مختلفة (كيلولوكس
1 lux = ١٠٠٠ شمعة متر

From E. Smith 1938. J. Gen Physiol - 22: 21

فعلي تركيزات CO_2 المنخفضة وشدة الإضاءة العالية - يكون معدل التمثيل الضوئي مساوياً لكمية التنفس (التنفس الحقيقي + التنفس الضوئي) ، ويسمى تركيز CO_2 والذي عنده يكون معدل البناء الضوئي يكفى بالكاد ليعوض المفقود من التنفس بنقطة التعويض لثاني أكسيد الكربون Compensation point CO_2 + ونصل إلى نقطة التعويض لثاني أكسيد الكربون عندما تتساوى كمية CO_2 الممتصة مع الكمية المتولدة على شدة

الإضاءة العالية . ويكون معدل التمثيل الضوئي الظاهري تحت هذه الظروف مساوياً للصفر .

وفي نباتات كـ٣ فإن نقطة تعويض CO_2 تكون عالية جداً (٢٥ - ١٠٠ جزء في المليون) بالمقارنة بنباتات كـ٤ (أقل من ٥ جزء في المليون) ويفسر ذلك بأن نباتات كـ٤ يكون تركيز CO_2 في البلاستيدات الخضراء لغلاف الخزمة عالياً ، وكذلك يكون مستواه عالياً في خلايا النسيج المتوسط للورقة ، ويتوزع CO_2 في نباتات كـ٤ كأحمض عضوية ، وبذلك يتكون إمداد (حوض) ذو مستوى عالى من CO_2 . أما في نباتات كـ٣ فإن كمية CO_2 الحرة في النسيج الوسطى لهذه النباتات تكون قليلة لأن هذه النباتات لا تملك ميكانيكية لتثبيت CO_2 .

وفي نباتات كـ٤ فإن مستوى CO_2 الجوى العالى يثبط التنفس الضوئي معنوياً ، لأن CO_2 يتنافس أكثر من O_2 للارتباط مع المركز النشط لإنزيم ريبولوز ثنائي الفسفات كربوكسيليز RuBP Carboxylase وبذلك يثبط CO_2 ، بمعدل أكبر بكثير من O_2 .

وعلى الرغم من أن تركيز CO_2 في الغلاف الجوى يعتبر ثابتاً ٠,٠٣٪ إلا أن هناك انحرافاً عن هذه النسبة فمثلاً في أماكن التمثيل الضوئي النشط والمكثف مثل أعلى سطح الغابات مباشرة أو فوق حقول الذرة فإن تركيز CO_2 يقل بدرجة ملحوظة أثناء ساعات النهار - فقد وجد نيدوم ولوميس Verduim & Loomis (54) أن تركيز CO_2 على بعد ١٠٠ م من سطح حقل ذرة ينحدر من تركيز قدره ٠,٠٦٧٥٪ بالليل إلى تركيز قدره ٠,٠٤٥٪ في الصباح - وتدل هذه الدراسة على السرعة التي ينخفض بها تركيز CO_2 نتيجة لعملية التمثيل الضوئي ، وكيف يرتفع أثناء الليل نتيجة للتنفس ، ويجب أن نأخذ في الاعتبار المكان الذي ينمو فيه النبات - عند التكلم عن تركيز CO_2 في الجو المحيط به فعلى الرغم من أن تركيز CO_2 على مستوى سطح البحر هو ٣٠٠ جزء في المليون وعلى مستوى ١٥,٠٠٠ قدم فإن تركيز CO_2 يقل ، أى أن قيمة الضغط الجزئي (partial pressure) للغاز CO_2 يكون أقل من نصف قيمته على مستوى سطح البحر ، وترجع أهمية هذه النقطة إلى أن هناك تقارير تفيد أن هناك معدل زائد غير عادى للتمثيل الضوئي في النباتات الجبلية (أى التي تنمو على الجبال أو الأماكن المرتفعة) (51) alpine plants .

درجة الحرارة Temperature

ككل عمليات الحياة فإن التمثيل الضوئي يكون محددًا بدرجات الحرارة التي يتحملها البروتين . أى أن العملية تشبط بصفة عامة على درجات حرارة أعلى من الصفر وأقل من ٥٦٠ م . وعلى الرغم من أن الجزء الكيموضوئي لا يتأثر بدرجة الحرارة - إلا أن الجزء الكيموحيوي والذي تقوم به الإنزيمات يعتمد على درجة الحرارة ، وتختلف النباتات في تكيفها لتحمل درجات الحرارة المرتفعة .

الضرر الناشئ عن درجات الحرارة المتطرفة

Injury at temperature extremes

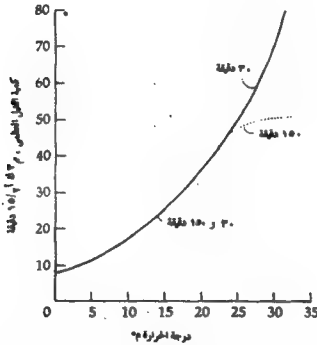
تتبط درجات الحرارة المنخفضة معدل التمثيل الضوئي بطريق مباشر وآخر غير مباشر (والأثر المباشر) لدرجات الحرارة المنخفضة هو تأثيرها المثبط لنشاط الإنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام . أما الأثر الغير مباشر فهو تكوين الثلج في داخل وخارج الخلايا . ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج خارج الجدر الخلوية (في المسافات البينية) إلى أنه يسحب الماء من الخلايا الحية وبذلك يولد ظروفًا مثل الجفاف - drought - ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج داخل الخلايا الحية إلى أنه يسحب أو يصفى الماء الحر free water من الخلية - ويسبب كذلك الضرر الميكانيكي والذي يؤثر تأثيراً سيئاً على البناء الهندسي للخلية والبلاستيدة الخضراء ويشمل الضرر الميكانيكي أيضاً تحطيم خاصية النفاذية الاختيارية للأغشية الخلوية « بما في ذلك الأغشية البلازمية للبلاستيدات الخضراء » وأضاف رابينوويتش (Rabinowitch 41) إلى أن التركيب الغروي للستوبلازم والبلاستيدات الخضراء يمكن أن يتحور نتيجة للتأثيرات الميكانيكية . وكما هو معروف جيداً فإن الوظائف الحيوية للخلية يمكن أن تنتهي بالتعرض لدرجات الحرارة المرتفعة . أما التعرض لدرجات الحرارة المرتفعة - جداً يؤدي مباشرة إلى الموت الحرارى thermal death . أما التعرض لدرجات حرارة مرتفعة ارتفاعاً بسيطاً عن المجال الحرارى للكائن الحى المعنى بالدراسة - فإن الموت لا يكون مباشراً ، بل يكون بصفة بطيئة وثابتة - نتيجة لنقص معدل بعض العمليات الحيوية . وكما هو معروف فإن التأثير السيئ لدرجة الحرارة يكون عكسياً في البداية ولكن عندما تطول فترة التعرض فإنه يصبح غير عكسي .

وعلى الرغم من أن الموت الحرارى thermal death يحدث لمعظم الأوراق والطحالب

في مجال قدرة ٥٥٥ م - ٥٦٠ م - لكن التثبيط الحرارى thermal inhibition لعملية التمثيل الضوئى يحدث على درجات حرارة أقل انخفاضاً - مما يدل على أن تأثير الحرارة في هذه الحالة يكون بصفة أساسية على جهاز التمثيل الضوئى وليس على السيتوبلازم المحيط بالبلاستيدات الخضراء .

ويمكن الحصول على معدل أعلى من التمثيل الضوئى يرفع درجة الحرارة فوق الدرجة المثلى - بشرط أن تكون مدة التعريض قصيرة - لذا فإن الضرر الحرارى يعتقد أنه عملية تحطيم بطيئة وتعزى إلى تثبيط الإنزيمات بالحرارة (14) .

ولقد درس كل من نوداك وكوب (Noddack & Kopp 31) تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى في طحلب الكلوريللا *Chlorella* (شكل ١٤ - ١٧)



شكل ١٤ - ١٧ : تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى لاحظ أن المعدل الأعلى للتمثيل الضوئى حدث عند التعرض لفترة قصيرة - وعندما زادت فترة التعريض لدرجة الحرارة العليا فإن المعدل هبط .

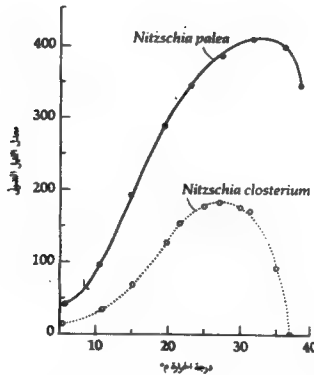
From W. Noddack and C. Kopp, 1940. Z. Physik. Chem. 187 A: 79.

وكما هو ملاحظ فإن التعريض لفترة قصيرة ، تكون درجة الحرارة المثلى ٣٠ م - ولكن إذا تعرض نفس الطحلب لمدة أطول فإن درجة الحرارة المثلى تكون ٢٢ م فقط .

تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئي

Temperature Effects on Rate of Photosynthesis

بصفة عامة يمكن القول أن رفع درجة الحرارة يسبب زيادة في معدل التمثيل الضوئي عندما تكون العوامل الأخرى عوامل غير محددة : وهذه الزيادة في معدل التمثيل الضوئي تكون ذات علاقة خطية على درجات الحرارة المنخفضة ، ثم يقل المعدل بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى المثلث والتي بعدها يقل معدل التمثيل الضوئي . وتعتمد درجة الحرارة المثلى على نوع النباتات تحت الدراسة وكذلك على طول فترة التعريض (شكل ١٤ - ١٨)



شكل ١٤ - ١٨ : تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئي على شدة إضاءة عالية - لاحظ الاختلافات في تحمل الحرارة في الكائنين تحت الدراسة . (١)، (٢) من قبل الباحثين . Bacillariophyceae (Diatoms).

From H. Barker, 1935 Archiv. Mikrobiol. 6:141.

وفي نباتات كـ٣ فإن التأثيرات المثبطة للحرارة العالية على معدل التمثيل الضوئي ترجع على الأرجح إلى تشجيع هذه الحرارة للتنفس الضوئي ، وعادة يبطئ تثبيت CO_2 في هذه النباتات على درجات حرارة من ٢٥ - ٣٠ °م .

أما في نباتات لك ، فإن معدل التمثيل الضوئي بها يكو ذو علاقة طردية مع رفع درجة الحرارة حتى الدرجة المثلى وهي أعلى من ٣٠ م وقد تكون أعلى من ٣٥ م وذلك لأن التنفس الضوئي في هذه النباتات يكون منخفضاً .

ويشابه تأثير الحرارة على التمثيل الضوئي تأثيرها على النشاط الإنزيمي - مما يدعم النظرية القائلة أن تثبيط الإنزيمات هو أحد أسباب تثبيط التمثيل الضوئي على درجات الحرارة العالية وهذه النظرية على الأرجح تمثل الحقيقة ، ولو أنه من المحتمل وجود عوامل أخرى مثل امتصاص CO_2 ، فقد يكون هو العامل المحدد عند حدوث معدلات مرتفعة جداً من التمثيل الضوئي حتى ولو كان التركيز الأمثل من CO_2 متوفراً ، وهذا يكون واضحاً في نباتات لك . ونحت الظروف الطبيعية ، فإن معدل التمثيل الضوئي الأمثل نادراً ما يحدث - وفي أغلب الأحيان يكون الضوء أو CO_2 أو الاثنان هما العاملين المحددين .

وأوضحت أبحاث توماس وهيل Thomas & Hill (22) أن تأثير درجات الحرارة على معدل التمثيل الضوئي تحت الظروف الحقلية لا يكون موجوداً في المجال الحراري من ١٦ - ٢٩ م .

الماء Water

من الصعب أن يقرر الإنسان أن نقص الماء له تأثير مباشر مشبط على عملية التمثيل الضوئي - لأن كمية الماء المطلوبة قليلة جداً إذا ما قورنت بالكمية اللازمة لاستمرار حياة النبات .

فقبل أن تتأثر عملية التمثيل الضوئي بالإمداد المائي ، خاصة التأثير الغير مباشر للماء المخزون - يكون قد تأثر النظام الحيوي للنبات ككل ، وبالطبع فإن نقص الماء يؤثر على التمثيل الضوئي مع العمليات الحيوية الأخرى في النبات {

فقد لاحظ العديد من الباحثين انخفاض معدل التمثيل الضوئي للنباتات النامية في التربة التي تعاني نقصاً في الماء - فمثلاً لاحظ شينيدر وشيلدرز Schneider & Childers (46) نقصاً قدره ٥٠٪ في معدل التمثيل الضوئي لأشجار التفاح النامية في تربة سمح لها أن تجف تدريجياً - وحدث هذا النقص قبل ظهور أى أعراض للذبول على الأوراق .

وحصل لوستالوت Loustalot (27) على نتائج مشابهة بالنسبة لأشجار البيكان pecan

trees - وكان النقص في معدل التمثيل واضحاً عندما كانت الظروف مواتية للنتح - وهذه التأثيرات المثبطة لنقص الماء تكون تأثيرات أساسية بسبب نقص الماء في البروتوبلازم وانغلاق الثغور - وكما هو معروف فإن جفاف البروتوبلازم dehydration يؤثر على تركيبه الغروي وكذلك على نشاطه الأيضي مثل التنفس والتمثيل الضوئي - كذلك يقل نشاط الإنزيمات والتي تؤثر بدورها على معدل العمليات الحيوية .

ويعتبر راينوفتش (Rabinowitch 39) أن التمثيل الضوئي يكون أكثر حساسية لنزع الماء من البروتوبلازم بالمقارنة بالعمليات الأيضية الأخرى (مثل التنفس) وأحد أسباب هذه الحساسية هو الهدم الطبيعي physical damage الذي يحدثه نزع الماء على البناء الدقيق للنظم الضوئية في البناء الضوئي . ويعتبر العديد من الباحثين أن غلق الثغور هو العامل الأساسي لتثبيط البناء الضوئي في حالة نقص الماء - ففي حالة وجود عجز في الماء في نبات ما فإن الثغور تغلق وبذلك يقل امتصاص CO_2 . وكما هو معروف فإن تركيز CO_2 في الهواء الجوي في الظروف الطبيعية يكون عادة هو العامل المحدد لعملية التمثيل الضوئي لذا فإن غلق الثغور يشبط من معدل العملية - وعلى العموم فإن كثيراً من الباحثين قد اعترضوا على هذه النظرية . فمثلاً ميشيل (Michell 30) وجد أن معدل التمثيل الضوئي يستمر دون تغير يذكر حتى تذبل الأوراق - كذلك لاحظ كل من فيردم ولوميس (Verduim & Loomis 54) أن معدل امتصاص CO_2 يظل تقريباً كما هو في أوراق النرة التي ظهرت عليها أعراض الذبول - كما وجد كل من تنج ولوميس (53) Ting & Loomis - أن معدل انتشار CO_2 يظل عالياً ومنظماً تقريباً حتى تنغلق الثغور - لذا فإن الثغور التي تظهر تحت الفحص الميكروسكوبي مغلقة هي في الواقع كانت مفتوحة بدرجة كافية لامتصاص CO_2 - ولذلك فإن غلق الثغور الناتج عن نقص الماء هو أحد الأسباب العديدة المشتركة في نقص معدل التمثيل الضوئي في حالة نقص الماء .

الأسئلة

- ١٤ - ١ أوصف باختصار الأبحاث التي أدت إلى التحقق من هوية السكريات المفسرة الناتجة عن عملية التمثيل الضوئي ؟
- ١٤ - ٢ ماذا يقصد بالاصطلاح « تثبيت CO_2 » ؟ وأين يحدث في الخلية وما علاقته بالتفاعلات الكيموضوئية ؟
- ١٤ - ٣ قارن بين تثبيت CO_2 في نباتات كـ٤ ونباتات كـ٣ ؟ في إجابتك ادخل في الاعتبار ، المستقبلات ، التوايح الوسطية ، المنتجات ، الخصائص التشريحية ؟
- ٤ - ٤ هل هناك اختلافات في ميكانيكية تثبيت CO_2 بين معظم نباتات كـ٤ ونباتات الأبيض الحمضي التشحمي [CAM] ؟
- ١٤ - ٥ من فهمك للتفاعلات الكيموضوئية وتفاعلات تثبيت CO_2 للتمثيل الضوئي - دون العوامل التي تؤثر بدرجة ملحوظة على معدل عملية التمثيل الضوئي .
- ١٤ - ٦ عرف ما يأتي : نقطة التعويض الضوئي ، نباتات الظل ، نباتات الشمس والتشميس .
- ١٤ - ٧ وضح ما هو تأثير فاربرج ؟ وكيف يتعلق تأثير فاربرج بعملية التنفس الضوئي ؟
- ١٤ - ٨ ما هي العلاقة بين التنفس الضوئي والتركيب التشريحي للأوراق التي يحدث بها هذا النوع من التنفس ؟
- ١٤ - ٩ ما هي أهمية إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز - ثنائي الفوسفات في دورة كالفن - بسون والتنفس الضوئي ؟ - هل يوجد هذا الإنزيم في نباتات كـ٤ ؟
- ١٤ - ١٠ لماذا تبطئ شدة الضوء العالية تثبيت CO_2 في نباتات كـ٣ ؟
- ١٤ - ١١ هل توجد منافع أبطية للتنفس الضوئي ؟ وضح ما هي الاقتراحات التي تتعلق بالدور الإيجابي للتنفس الضوئي في النباتات ؟
- ١٤ - ١٢ وضح حالة تكون فيها زيادة تركيز CO_2 لا يكون لها أثرٌ على معدل التمثيل الضوئي ؟
- ١٤ - ١٣ ما هي تأثيرات درجة الحرارة العالية (من ٣٠ - ٣٥ م°) على معدل التمثيل الضوئي في نباتات كـ٣ ؟ لماذا ؟
- ١٤ - ١٤ اشرح بعض الأسباب الفسيولوجية عن سبب تبطئ نقص الماء على معدل عملية التمثيل الضوئي ؟

قراءات مقترحة

- Berry, J.A., C.B. Osmond, and G.H. Lorimer. 1978. Fixation of $^{18}\text{O}_2$ during photorespiration. *Plant Physiol.* 62:954-967.
- Calvin, M., J.A. Bassham, A.A. Benson, V. Lynch, C. Ouellet, L. Schou, W. Stepka, and N.E. Tolbert. 1951. Carbon dioxide assimilation in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 5:284-305.
- Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476-480.
- Canvin, D.T. 1979. Photorespiration: comparisons between C_3 and C_4 plants. In M. Gibbs and E. Latzko, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:368. Berlin: Springer.
- Chollet, R., and W.L. Ogren. 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. *Bot. Rev.* 41:137-179.
- Galston, A.W., P.J. Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Gifford, R.M., and L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485-509.
- Goldsworthy, A. 1970. Photorespiration. *Bot. Rev.* 36:321-340.
- Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 106:103-111.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Lorimer, G.H. 1981. The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: the primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:349-383.
- Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:379-414.
- Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



انتقال السكريات

Translocation of Sugars



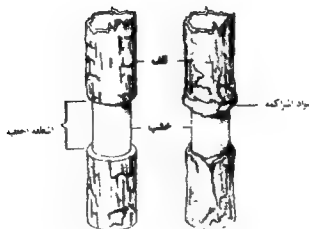
[حشرة المن وقد أولجت خرطومها في خلاء أحد الأوعية الصغرى (لوب) - ويمرر عصو اللحاء السكرى في أنسجة الحشرة يخرج على هيئة قطرات من ندى الصل (لن) - وكان العلماء في الدراسات المبكرة يفسلون الحشرة عن الخرطوم ويجمعون نضح أو نز اللحاء مباشرة من الخرطوم بعد ذلك يملون هذا النز أو النضح اللعاق]

M.H. Zimmerman. 1961. Movement of organic substances in trees. Science 123 : 73-79.
Copyright 1961 by the American Association for the Advancement of Science. Photo courtesy of M.H. Zimmerman, Harvard Forest.



تعتمد الخلايا الحية الغير خضراء في إمدادها بالغذاء على الخلايا التي تقوم بالبناء الضوئي - وعموماً - يفصل بين الخلايا المثلثة ضوئياً وبقية الخلايا الأخرى مسافات - قد تكون طويلة جداً - ومن هنا تظهر الحاجة إلى نظام فعال للانتقال ، عندما نأخذ في الاعتبار المسافة التي تفصل بين الأوراق والجنود . وكذلك الكميات المطلوبة من الأغذية وبالسعة الملائمة لسير العمليات الأيضية في الأنسجة والخلايا التي لا تقوم بالبناء الضوئي . وتقوم عناصر الأنابيب الغربالية (Sieve tube elements) بحل هذه المشكلة ، وهذه العناصر الغربالية وكذلك نسيج الخشب تشكل شبكة من القنوات تمتد في جميع أجزاء النبات وتمتد جميع الخلايا بالسكريات التي تكونت في الأوراق .

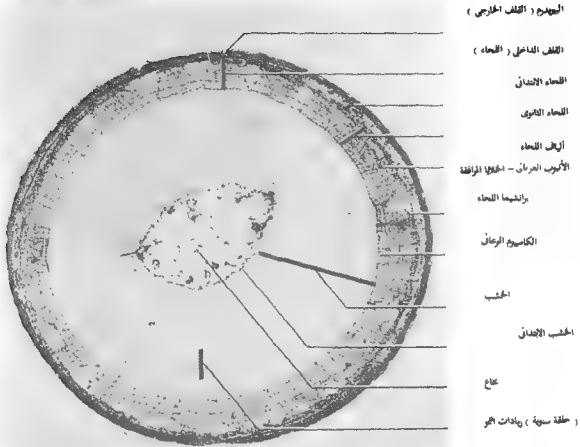
وعلى الرغم من أن العلماء قد بدأوا في مناقشة انتقال (translocation) العصير الناضج أو المكتمل (elaborate sap) في منتصف القرن السابع عشر ، إلا أنهم لم يعرفوا النسيج النباتي الذي يقوم بهذه العملية ، وقد اعتقدوا أن المواد التامة الصنع تمتص من التربة عن طريق الجنود وتنتقل إلى الأوراق عن طريق الخشب ، حيث تجرى عليها في الأوراق بعض التغيرات ، ثم يعاد انتقال (retranslocation) هذه المواد المحورة (modified substances) أيضاً خلال أنسجة الخشب في الاتجاه إلى أسفل (downward direction) ، وبعبارة أخرى فقد اعتقدوا أن الانتقال إلى أعلى و إلى أسفل يتم ويحدث في نسيج الخشب . وفي عام ١٨٣٧ م أعطانا العالم هارتج Hartig أول وصف تشريحي وفسيولوجي للنسيج الذي يقوم بعملية إنتقال المواد والمركبات العضوية ، وكان اكتشافه للأنابيب الغربالية في القلف bark هو أول دليل على وجود نظام محكم ومتن لتوزيع الغذاء في النبات - وأقام هارتج الدليل على أن المواد الغذائية تتجمع فوق المنطقة الحلقية (girdle) التي تزال منها جميع الأنسجة خارج الخشب ويسبب هذا التجمع انتفاخ وتورم bulge الساق (شكل ١٥ - ١) . وفي طريقة التحليق girdling تزال منطقة حلقة من القلف الخاص بإحدى السيقان أو الفروع ويترك نسيج الخشب سليماً كاملاً ، وتتراكم المواد المنقولة من الأوراق فوق الحلقة مباشرة ، وهذا يدل على أن اللحاء وليس الخشب يكون المسقول عن انتقال المواد العضوية من الأوراق .



شكل ١٥ - ١: جذع شجرة بعد تحليله مباشرة (الجهة اليسرى) - في الجهة اليمنى - بعد فترة طويلة - وملاحظ تراكم المواد المتغلطة من الأوراق - فوق المنطقة الحلقية مباشرة مسببة إتساع وتورم الساق فوق الحلقة .

تشريح نسيج اللحاء Anatomy of Phloem Tissue

يتكون نسيج اللحاء بصفة أساسية من عناصر الأنابيب الغربالية sieve tube elements ومن برانشيما اللحاء (11,17) - في النباتات مغطاة البذور angiosperms وتوجد الخلايا المرافقة companion cells - ملازمة ومرافقة للأنبوب الغربالي sieve tube ، أما في المخروطيات conifers فيوجد نوع من الخلايا مشابه للخلايا المرافقة تسمى الخلايا الزلائية (الألبومينية) albuminous cells وهذه الخلايا ترافق الأنبوب الغربالي في المخروطيات ، وبالإضافة إلى أنواع الخلايا السابقة توجد ألياف اللحاء phloem fibers ، الاسكلريدات sclereids ، وخلايا الأشعة ray cells ، ويوضح شكل (١٥ - ٢) موضع اللحاء بالنسبة للخشب في ساق نبات من ذوات الفلقتين dicot. stem . ويدل وجود الكميات الكبيرة من حبيبات النشا في برانشيما اللحاء (phloem parenchyma) على الوظيفة الأساسية لهذه الخلايا وهي التخزين storage ، كذلك من الممكن أن تلعب هذه الخلايا دوراً في انتقال السكريات في النبات ، وتحتوى الخلايا البرانشيمية لنسيج اللحاء الخاص بالأوراق والسيقان الخضراء على البلاستيدات الخضراء (11) - وتشارك الخلايا البرانشيمية اللحائية في حركة السكريات القلبية من كتلة المادة الحية في النبات (symplast) إلى العناصر



شكل ١٥ - ٢: قطاع عرضي في ساق ذوات الفلقتين يوضح أماكن الأنسجة .

C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

الغريالية (54) وأشار كرافت Crafts (11) أن الأنسجة المرستيمية ومناطق التخزين تحصل على احتياجاتها من المواد الغذائية من الأنابيب الغريالية ، عن طريق حركة هذه الأغذية خلال كتلة المادة الحية symplast للخلايا البرانشيمية التي لا تحتوي على بلاستيدات خضراء .

ولقد أثبت كل من وينرلى ، وويل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) خلال سلسلة من التجارب الشيقة على قطع ساق نبات الصفصاف (willow stem segments) حدوث تبادل للسكريات بين الأنابيب الغريالية والخلايا البرانشيمية المجاورة لها .

ولقد استوعب كثير من الباحثين الآن فكرة أو الرأي القائل بأن الخلايا البرانشيمية تعمل كمضخات أيضية *metabolic pumps* لإفرازات الأغذية داخل الأنابيب الغريالية عند المنبع أو المصدر *source* (أنسجة الإمداد) وأفراز الأغذية من الأنابيب الغريالية عند المصرف أو البالوعة *sink* أو أنسجة الاستقبال (5,19,23) - وبالوعة *sink* أو أماكن الجذب أو أنسجة الاستقبال - هي أماكن النبات التي تنتقل إليها المواد الغذائية ، وهذه المواد إما تستخدم في البناء (مثل الأنسجة المرستيمية أو تخزن (الأعضاء المخزنة) ، وتعتبر الأنسجة المخزنة والخلايا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي مصادر رئيسية لنواتج التمثيل *assimilates* ، وكذلك مصادر للمركبات العضوية الناتجة عن الهضم (التحليل المائي) ، والأنسجة التي تنقل المواد العضوية والماء (الماء بما فيه من العناصر الغذائية مع تيار النتح) من المنبع أو المصدر إلى المصب أو البالوعة ، وتحتوى على ما نسميه تيار نواتج التمثيل (*assimilate stream*) .

الخلايا المرافقة *Companion Cells*

لقد ركز العلماء اهتمامهم على الخلايا المرافقة بسبب علاقتها الوثيقة وملازمتها للأنبوب الغريالى ، ولقد أشارت اسو Esue (18) بأن هذين النوعين من الخلايا (الأنبوب الغريالى والخللايا المرافقة) ليس لها علاقة إنشائية وتطورية فقط بل هما أيضاً علاقة فسيولوجية صميمية .

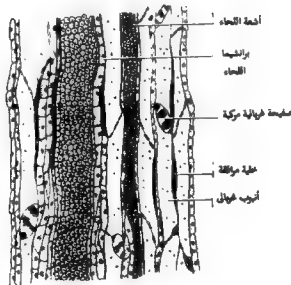
والجدر الفاصلة بين الأنبوب الغريالى والخللية المرافقة تكون رقيقة جداً ومنقرة بفزارة ، وعند فقد الأنبوب الغريالى لوظيفته - فإن الخلايا المرافقة تموت - وكما هو معروف فإن الأنبوب الغريالى الناضج أو المكتمل لا يحتوى على أنوية وبالعكس تحتوى الخلايا المرافقة على أنوية .

والخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة أو المجاورة للأنبوب الغريالى تشكل مصدر الطاقة الأيضية (*metabolic energy*) لحركة نواتج التمثيل (*assimilates*) للدخول والخروج من الأنبوب الغريالى ، ويعتقد أن الخلايا الزلاية *albuminous cells* الموجودة في المخروطيات لها نفس الوظيفة الفسيولوجية التي للخلايا المرافقة - ويعتقد بعض الباحثين بوجود علاقة قوية بين الخلايا المرافقة والأنبوب الغريالى ، ويقترح هؤلاء الباحثون أن الاثنين يعملان كوحدة وظيفية واحدة *single functional unit* ، والطاقة المنتجة من الخلايا المرافقة الحية أى التي تحتوى على سيتوبلازم تستغل وتستخدم لدخول وخروج المواد في ومن الأنابيب الغريالية والتي تعتبر عناصر وعائية مخصصة ومكيفة للنقل (5) . وقد دُعم هذا الاقتراح بدراسات

الميكروسكوب الإلكتروني والتي أظهرت وجود عدد قليل من الميتوكوندريا في الأنبوب الغربالي وكثافة عددتها ووفرتها في الخلايا المرافقة (15). كذلك يوجد اتصالات ومراسلات (communications) بين الأنبوب الغربالي والخلايا المرافقة عن طريق العديد من الأشرطة السيتوبلازمية البلازموذيمات (Plasmodesmata) (7). وخلايا أشعة اللحاء phloem ray cells تتكون من خلايا برانشيمية ووظيفتها الأساسية هي التخزين والانتقال الجانبي lateral transport. أما وظيفة ألياف اللحاء والاسكلريدات فهي التدعيم.

عناصر الأنبوب الغربالي Sieve Tube Elements

تتلائم الأنابيب الغربالية بدرجة كبيرة مع وظيفتها وهي النقل الفعال والسريع لكميات كبيرة من المواد المذابة (الذائبات) في النبات، ويتكون الأنبوب الغربالي من عناصر الأنبوب الغربالي وهي خلايا على درجة عالية من التخصص وتنظم فوق بعضها لتكون عموداً قائماً، والجذر العرضية الفاصلة بين الخلايا تتطور إلى مناطق متخصصة تسمى بالصفحة الغربالية (sieve plate) والمساحات الغربالية (sieve areas) وتقر الشرائط السيتوبلازمية (cytoplasmic strands) من الصفائح والمساحات الغربالية، وبذلك يكون الارتباط أو الانفعال السيتوبلازمي مستمراً ومتصلاً في جميع أجزاء العمود أو الأنبوب الغربالي، ويوضح شكل (١٥ - ٣) قطعاً طويلاً لعناصر الأنبوب الغربالي والخلايا المجاورة له.



شكل ١٥ - ٣: اللحاء في ساق جنس العنب .

ويمثل نشوء وتطور عناصر الأنبوب الغربالي إحدى الصور الشيقة لكيفية ملائمة الخلية النباتية لوظيفتها المتخصصة . وتكون عناصر الأنبوب الغربالي الغير ناضجة عبارة عن خلية عادية لها نواة وسيتوبلازم ذو نشاط إنسيائي واضح - وقد يحتوى هذا السيتوبلازم على البلاستيدات وبعض الأجسام المخاطية slime bodies أو مايسمى كذلك بالأجسام البروتينية P- protein bodies (18) ، وفي عناصر الأنبوب الغربالي الحديثة تمر الأشربة السيتوبلازمية عرضياً في الفجوة العصارية ، وعادة تكون النواة معلقة بهذه الأشربة السيتوبلازمية (11) .

وفي أثناء تكشف العناصر الغربالية تحدث تغيرات كثيرة - فتفتت النواة وتذوب ، وتنتشر الأجسام البروتينية (P- protein) . وعند حدوث جرح في النبات فإن الأجسام البروتينية P- protein وإحدى مواد الجدر الخلوية تسمى الكالوسى (callose) تنتج سدادات plugs تغلق الصفيحة الغربالية - ولا تنتج الخلايا الطبيعية مثل هذه السدادات - وتظل الأجسام البروتينية P- protein موزعة على طول الجدار الخلوى . ويقترح العلماء أن الوظيفة الأساسية للأجسام البروتينية (P- Protein) هي غلق الخلية الغربالية وذلك بسد الصفيحة الغربالية وبذلك تمنع سيلان المواد المثلثة أى نواتج التمثيل عند حدوث جرح في النبات . وقد ميز العلماء أجسام شبه كرية (spheroid bodies) في سيتوبلازم العناصر الغربالية المكتملة النضج أثناء اختفاء النواة كنتيجة لتفتتها (16) ، ومن الجدير بالذكر أن سيتوبلازم العناصر الناضجة يخلو من الشبكة الإندوبلازمية (1) . ويبدو أن الشبكة الإندوبلازمية تكون معددة كطبقة رقيقة على طول الجدر الجانبية للخلية . ويبدو كذلك أنها لا تكون موجودة . وأثناء نضج الأنبوب الغربالي تبطيء الحركة الانسيابية ثم تتوقف بعد ذلك ، وأظهرت دراسات الميكروسكوب الإلكتروني على عناصر الأنبوب الغربالي لنبات الألوديا Elodea densa وجود الميتوكوندريا بأعداد قليلة ، ويدل هذا على بطء النشاط الأيضى ، ويكون السيتوبلازم على درجة عالية من النفاذية (highly permeable) ، ويلاحظ وجود الأشربة السيتوبلازمية الواصلة بين الخلايا تمر من خلال الصفيحة الغربالية للأنبوب الغربالي الناضج (المكتمل) .

المواد التى تنتقل داخل اللحاء Substances Translocated in Phloem

١ - الكربوهيدرات (carbohydrates): تشكل المواد الكربوهيدراتية معظم أو القسم الأكبر من المواد التى تنتقل داخل اللحاء (73) وعلى الرغم من أن هذه الحقيقة قد أثبتت تجريبياً ولكننا ممكن أن نستنتجها من معلوماتنا التى تدل على أن معظم جسم النبات يتكون من خامات كربوهيدراتية .

وقد حلل زيمرمان Zimmermann (69,70) المواد الناضحة من اللحاء phloem exudate (نضج أو نز اللحاء أو إفرازات اللحاء) الخاص بستة عشر نوعاً من الأشجار ووجد أن السكروز يمثل القسم أو الشطر الأكبر من المواد الكربوهيدراتية المنقولة في اللحاء ، وبالإضافة إلى السكروز فإن بعض الأنواع النباتية تنقل سكريات الأوليجوز (oligosaccharides) مثل الرافينوز (raffinose) والإستاكهوز (stachyose) ، الفيرباسكوز (verbascose) ، وتشابه هذه السكريات مع بعض في أنها تتكون من السكروز متصلاً بوحدة من سكر د - جلوكوز D-glucose unit . وأثبت الباحثون أيضاً وجود كحولات السكر (sugar alcohol) مثل المانيتول (mannitol) والسوربيتول (sorbitol) في نضج لحاء بعض الأنواع النباتية (27,69,70) . ولقد وجدوا أن السوربيتول ينتقل في لحاء أشجار التفاح (27) .

وعلى الرغم من أن الهكسوزات مثل الجلوكوز والفركتوز شائعة الوجود في أنسجة اللحاء الخاص بالعديد من النباتات ، إلا أن التحليل الكروماتوجرافي لنضج (نز - إفراز) اللحاء phloem exudate أثبت عدم وجود هذه السكريات بالكامل (60,73) . وإذا اعتبرنا أن نضج (نز) اللحاء يمثل العينة الحقيقية للمواد المنقولة داخل اللحاء . فيجب إذاً أن نسلم بالحقيقة التي تقول أن السكروز هو السكر الرئيسي الذي ينتقل في اللحاء ولا تنتقل هذه الهكسوزات (جلوكوز و الفركتوز) داخل اللحاء . ويوجد الجلوكوز والفركتوز بصفة عامة في الخلايا الغير موصلة nonconducting cells لنسيج اللحاء نتيجة لتحليل السكروز والسكريات المتعلقة به (60) .

ولقد تحصل كل من سوانسون والشيشيني Swanson & El-Shishiny (62) على نفس الخلاصة باستخدام طرق مختلفة . فقد حلل الباحثان مقاطع على مسافات مختلفة متزايدة من كرم العنب (Vitis labruscana) c.v. concord ¹⁴CO₂ وكانت النتائج مهمة . فقد أظهرت النتائج أن أكبر كمية من النشاط الإشعاعي وجدت في السكروز الموجود في اللحاء (جدول ١٥ - ١) وهذا الجدول يوضح أيضاً أن الكميات النسبية للجلوكوز والفركتوز الموسومان كانت ثابتة تقريباً عند كل قطاع من قطاعات القلف (bark) والتي كانت على مسافات مختلفة ، وإذا فرضنا أن كميات كل من الجلوكوز والفركتوز الموسومان متساوية كنتيجة تثيل ¹⁴CO₂ فإن السكروز المخلق من هذه الهكسوزات الموسومة لا بد أن ينتج عند تحليله كميات متساوية من الجلوكوز والفركتوز الموسومان . لذا فمن المعقول أن نستنتج أن الجلوكوز

والفركتوز المكتشفان في قطاعات القلف هي نواتج لتحليل السكروز وليس سكران متقلبن داخل اللحاء (أى ليس من السكريات المنقولة داخل اللحاء) .

فإذا فرضنا أن هذه الخلاصة حقيقية ، فلا بد أن نتوقع إذاً أن نسبة الهكسوزات الموسومة إلى نسبة السكروز الموسوم لا بد أن تنقص كلما بعدت المسافة عن الورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$. ولقد أسس هذا التوقع على أساس أن السكروز الموسوم والبعيد عن الورقة المعاملة يلزمه وقت أقل حتى يتحلل بالمقارنة بالسكروز الموسوم والموجود قريباً من الورقة المعاملة مباشرة . وتدل البيانات الموجودة في جدول (١٥ - ١) صحة هذه التوقعات تماماً . إذ أن النسبة انخفضت من حوالى ٠,٠٨٤ إلى ٠,٠٣٦ ، وبذلك يعضد الرأى القائل أن السكروز هو السكر الأساسى الذى ينتقل فى اللحاء وأن الهكسوزات لا تنتقل داخل اللحاء ، ويعتقد أن اكتشاف وجودها عند تحليل أنسجة اللحاء حدث نتيجة لتحلل السكروز والسكريات المتعلقة به .

أى أن الهكسوزات التى تظهر وتكون موجودة فى عناصر الأنبوب الغربالى تتكون نتيجة لتحلل السكروز . ولقد توصل بيرلى Burley إلى نفس النتيجة عند دراسته لانتقال السكروز فى نباتات فول الصويا soybean والراسبرى (توت العليق) raspberry (٩) . وعلى أية حال - يجب أن نلاحظ أن هناك دراستان على الأقل قد أجريتا على عملية الانتقال داخل اللحاء فى نباتات قصب السكر sugar cane - دللتا على أن السكروز يظل كما هو دون تحليل عند مروره فى قنوات اللحاء (29,31) .

جدول ١٥ - ١ : التركيز النسبى للكربون ١٤ الموجود فى السكريات الموجودة فى القلف على مسافات مختلفة .

Source: Rorm C.A. Swanson and E.D.H. Elshikhny. 1958. Translocation of sugars in grapes. Plant Physiol. 33:33.

مسافة الانتقال (م)	البيانات / دقة / حجم وزن جلف من القلف			جلوكوز / سكروز	سكروز / سكروز
	سكروز	جلوكوز	فركتوز		
82	8005	661	678	0.083	0.085
202	6268	433	481	0.069	0.077
321	5800	397	402	0.069	0.069
429	4615	220	250	0.048	0.054
652	2942	136	126	0.046	0.043
875	1749	75	69	0.043	0.040
1156	900	34	31	0.037	0.034

(١) إحدى البيانات المصغرة والتى تركز لهاها الغضة من العائلة الوردية - (تحت العائلة الوردية) ولا يتبع

العائلة الوردية .

٢ - المركبات النيتروجينية Nitrogenous compounds : تنتقل الأحماض الأمينية والأميدات من الأوراق المسنة أو الهرمة (senescent leaves) والأزهار إلى أماكن النبات الحديثة . وحركة هذه المركبات النيتروجينية تحدث بصفة أساسية في اللحاء .

ودلت تحليلات ميتلر Mittler على « التثر » أو النضح اللحاءى (45,46) لعناصر الأنابيب الغربالية لسيقان الصفصاف على وجود أحماض: الجلوتاميك ، الاسبرتيك ، الثيونين ، ألنين ، سيرين ، ليوسين ، فالين ، فليل ألانين والأميدات (أسراجين ، جلوتامين) - وكذلك حمض ألفا - أمينو - يوتيريك . وعلى الرغم من أن الأبحاث في هذا الصدد قليلة . إلا أن المتوقع أن يجد الباحثون مستقبلاً معظم الأحماض الأمينية والأميدات الموجودة طبيعياً في النبات - في النثر أو النضح اللحاءى . ومن الواضح أن تركيز المركبات النيتروجينية في النثر (النضح) اللحاءى يتأثر بالمرحلة التطورية للنبات - فمثلاً - في نبات الصفصاف Salix فإن المركبات النيتروجينية توجد في أعلى تركيزاتها وتنوعاتها خلال مرحلة النمو السريعة للورقة - وكذلك في نهاية موسم النمو عندما تسود ظاهرة شيخوخة الأوراق (60) . أما في خلال الجزء الأكبر من موسم النمو فإن تركيز المركبات النيتروجينية في اللحاء يكون منخفضاً جداً . ولقد وجد زيرمان (69) Zimmermann أن تركيز الأحماض الأمينية والأميدات في نثر (نضح) الأنابيب الغربالية لشجرة لسان العصفور الأبيض (الدردار) white ash يكون في حدود ٠,٠٠١ مول (0.001 M) .

المظاهر العامة (الخصائص العامة) للنقل اللحاءى .

General Aspects of Phloem Translocation

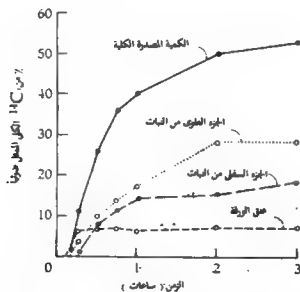
ناقشنا سابقاً تشريح نسيج اللحاء ، وطبيعة المواد العضوية التي تنتقل خلال قنواته . ودعنا الآن ندخل في الاعتبار إتجاه ومعدل حركة هذه المواد ، وكذلك العوامل التي تؤثر على هذا الانتقال مثل درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية metabolic inhibitors ، منحدر تدرج التركيز concentration gradient ، نقص العناصر الغذائية ، أثر الهرمونات .

اتجاه الحركة Direction of Movement

الحركة ذات الإتجاهين Bidirectional Movement : تكون حركة المواد العضوية ذات

اتجاهين في النبات - أى أن المواد تنتقل في الاتجاهين المتضادين في آن واحد في ساق النبات الواحد . فتتحرك النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) من الأوراق وربما تنتقل في اتجاه الجنور أو ربما تنتقل في اتجاه القمم النامية (growing points) حيث توجد الأوراق الحديثة الصغيرة والأزهار والثمار النامية . وتحرك المواد العضوية من أعضاء التخزين مثل الجنور الوتدية المخزنة والدرنات والأبصال ، لتغذية البادرات الصغيرة يكون بصفة عامة في الاتجاه إلى أعلى upward direction . كذلك فإن انتقال المواد من الأوراق المسنة « أو الهرمة » إلى الأوراق الصغيرة النامية يكون في الاتجاه إلى أعلى (upward movement) .

وأظهرت دراسات بيدلف وكورى Biddulph & Cory باستخدام $^{14}\text{CO}_2$ وطرق الألقية (fluorescence techniques) - على نباتات الفاصوليا أن الأوراق القريبة من الجنور تنقل النواتج الأيضية metabolites . بصفة أساسية إلى المجموع الجنرى (2) ، أما الأوراق القريبة من قمة النبات فتنتقل النواتج الأيضية إلى قمة الساق Stem apex ، أما الأوراق التي في الموضع المتوسط فتنتقلها في كلا الاتجاهين . ويوضح شكل (١٥ - ٤) توزيع distribution النواتج الأيضية الموسومة metabolites labeled - بعد إمداد الورقة الابتدائية لنبات قرع الكوسة squash بغاز $^{14}\text{CO}_2$ (67) .



شكل ١٥ - ٤ : توزيع النواتج الأيضية بعد تغذية الورقة الابتدائية لنبات قرع الكوسة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ وقد وجد النشاط الإشعاعي في أجزاء النبات العليا والسفلى .

وكا هو واضح في شكل (١٥ - ٤) فإن النواتج الأيضية (metabolites) تتحرك إلى الأجزاء العليا والسفلى من النبات . أى أن طرق النشاط الإشعاعى الموسوم (radioactive tagging techniques) ، توضح بجلء أن المواد العضوية تتحرك داخل السوق في كلا الإتجاهين في آن واحد والذي لم يمكن معرفته هو هل تتحرك المواد العضوية في الإتجاهين في نفس القناة للحائية الواحدة ، أم في قنوات لحائية مختلفة ؟ وهذه مشكلة صعبة الحل . واستطاع بيدلف وكورى (Biddulph & Cory (2 إقامة الدليل على أن الحركة ذات الإتجاهين - في نبات الفاصوليا تحدث في قنوات لحائية منفصلة .

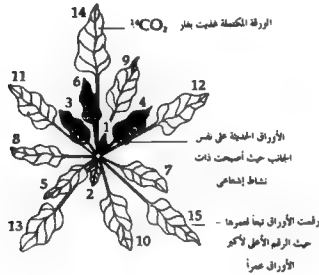
الحركة الجانبية في الإتجاهات المماسية

Lateral Movement in Tangential Directions

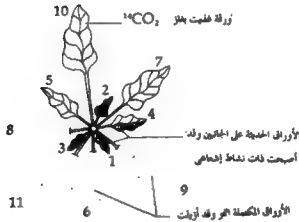
أظهرت العديد من الدراسات على نمط الانتقال أن انتقال المواد في قنوات اللحاء يكون على هيئة أو نمط طولى (linear fashion) . أى أن السكريات ترحل من الأوراق وتنساب في تيار الانتقال الرئيسى في كلا الإتجاهين أى إلى أعلى وإلى أسفل على هيئة خط طولى ، ويحدث قليلاً جداً من الحركة الجانبية المماسية . ولقد أتضح أن نزع أوراق defoliation أحد جوانب النبات يسبب نمواً غير متناسقاً (غير متناظر) للنبات ، وفيه يكون نمو الجانب المنزوع الأوراق أقل من الجانب الآخر .

ولقد أدت دراسات جوى Joy (35) على أنماط الانتقال translocation patterns في نباتات بنجر السكر sugar beet إلى نتائج شيقة . فقد وجد جوى Joy أن إمداد إحدى الأوراق بغاز $^{14}\text{CO}_2$ لمدة أربع ساعات أدى إلى وجود النواتج الأيضية الموسومة بعد أسبوع في الأوراق التي فوق الورقة المعاملة مباشرة فقط أو في الجنور التي تلى هذه الورقة مباشرة فقط . وهذه النتائج تتوافق مع الخلاصة القائلة بعدم وجود الانتقال المماسى . ولكن بعد ذلك وجد جوى Joy في تجاربه ، إن إزالة جميع الأوراق المكتملة النمو من أحد جوانب النبات مع ترك الأوراق الحديثة الغير مكتملة فقط في هذا الجانب ، وأمدت إحدى الأوراق المكتملة النمو بغاز $^{14}\text{CO}_2$ على الجانب الآخر الذى تركت عليه الأوراق كلها ، لاحظ جوى Joy في هذه الحالة حدوث الانتقال المماسى . فقد وجدت النواتج الأيضية الموسوم في الأوراق التى في موضع أعلى وأسفل الورقة المعاملة بالكربون المشع ، بل وجدت أيضاً النواتج الأيضية الموسومة في الأوراق الحديثة التى تركت في الجانب المنزوع الأوراق (لاحظ شكل ١٥ - ٥) . ومن الواضح أن هذه

الأوراق الحديثة قد حرمت من النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) ، لأن الأوراق المكتملة النمو التي في جانبها قد أزيلت . ولقد حصلت هذه الأوراق الحديثة على احتياجاتها من النواتج الضوء تخليقية من الأوراق المكتملة النمو التي على الجانب الآخر الذي لم تنزع أوراقه - لذلك حدث الانتقال المماسي .



(أ) ترويض ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الصغيرة (الحديثة)
في نبات بنجر السكر الكامل

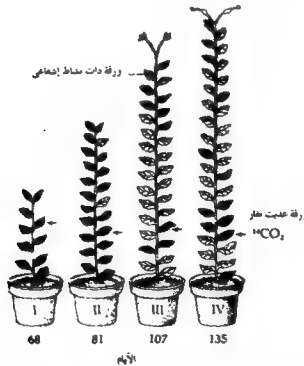


(ب) ترويض ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الحديثة -
في هذه الصيغة أزيلت الأوراق من على أحد جوانب النبات .

شكل ١٥ - ٥: يوضح توزيع ^{14}C في أوراق نبات بنجر السكر - بعد أسبوع من معاملة ورقة واحدة مكتملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$.

وقد أظهرت الدراسات الخاصة عن أنماط التوزيع عند مراحل النمو المختلفة لنبات الدخان tobacco عن وجود الانتقال ذي الاتجاهين (bidirectional) والاتجاه المحاسي (58) (tangential). وفي هذه التجارب غُذيت الورقة السابعة (العد من أسفل النبات) لنباتات الدخان ذات أعمار مختلفة أي ٦٨، ٨١، ١٠٧، ١٣٥ يوماً - بغاز $^{14}\text{CO}_2$ لفترة نصف ساعة فقط. بعدها سُمِحَ للورقة أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت الظروف الطبيعية لفترة خمس ساعات ونصف. وفي خلال هذه الفترة (الخمس ساعات والنصف) يحدث توزيع للكربون المشع دون حدوث إعادة التوزيع (redistribution) بكميات كبيرة محسوسة. وفي نهاية فترة الخمس ساعات ونصف حُللت الأوراق، السوق، الجذور للكشف عن الكربون المشع ^{14}C . لاحظ شكل (١٥ - ٦) وجداول (١٥ - ٢).

ولقد اتضح وجود الكربون المشع في الجذور الخاصة بالأربع نباتات ولكن الكمية الكبرى من هذا الكربون المشع وجدت في السوق. وأظهرت هذه التجربة أن أماكن النبات ذات النشاط الأيضي العالي مثل السيقان النامية والأوراق الحديثة تشكل أماكن جذب (بالوعات) للكربوهيدرات المنقولة، واتضح أيضاً أن الكربون المشع انتقل في الاتجاه العلوي والسفلي في الساق.

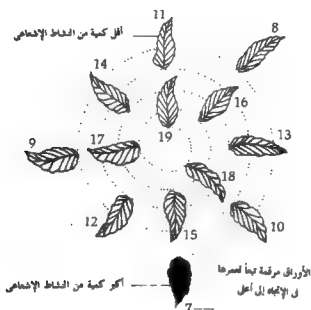


شكل ١٥ - ٦ : توزيع النشاط الإشعاعي للكربون (^{14}C) في نباتات الدخان مختلفة الأعمار (مختلفة المرحلة التطورية) ولقد حدث الانتقال ذو الاتجاهين وكذلك الانتقال المحاسي. تظليل الأوراق يدل على وجود ^{14}C

جدول ١٥ - ٢: شدة النشاط الإشعاعي (ميكروعد) الموجود في الورقة المعاملة، والأوراق الأخرى، السوق، والجذر - لأربع من نباتات الدخان مختلفة المرحلة التطورية (شكل ١٥ - ٦) .

النبات :				
الجزء النبات	I	II	III	IV
الورقة المعاملة	131.2	155.9	93.3	136.7
الأوراق الأخرى	1.3	6.2	(أقل)	١٢.٢
الساق	3٤.4	10.1	10.8	12.7
الجذر	1.7	0.9	1.8	5.9

من M. Shireya, C.D. Nelson, and G. Krotkov, 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages or development following assimilation of $C^{14}O_2$ by a single leaf Can. J. Bot. 39:855.



شكل ١٥ - ١٧ يوضح نظام ترتيب الأوراق على الساق (Phyllotaxy) توزيع ^{14}C في النبات الثاني (plant II) في شكل (١٥ - ٦) . وتدل درجة التظليل على شدة النشاط الإشعاعي . رُقعت الأوراق من الورقة السابقة (أى المعاملة) إلى أعلى حتى رقم ١٩ .

ودعنا الآن نناقش عدم وجود الكربون المشع في الأوراق رقم (١١ ، ١٩) للنبات الثاني (٨١ يوم) ، وبالرجوع إلى شكل (١٥ - ٧) فإننا نجد أن نظام ترتيب

الأوراق phyllotaxy على سيقان هذا النبات يجعل الورقين رقمى (١١ ، ١٩) فى موضع معاكس تماماً للورقة السابعة . وهى الورقة المعاملة ، ويلاحظ أيضاً أن زيادة المسافة المماسية بالنسبة للورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ - تقلل كمية النشاط الإشعاعى أى أن الأوراق رقم (١٠ ، ١٢ ، ١٥ ، ١٧ ، ١٨) بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٩ ، ١٣) - وهذه بدورها بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٨ ، ١٤ ، ١٦) .

أما الورقتان رقما (١١ ، ١٩) فهما فى موضع متعاكس للورقة رقم (٧) المعاملة ، وبذلك لا نجد بهما أى نشاط إشعاعى ، وتدل هذه التجربة على وجود بعض الانتقال المماسى فى نبات الدخان ولكنه بدرجة مؤكدة يكون ثانوياً بالنسبة للانتقال الرأسى أو العمودى .

الحركة الجانبية فى الاتجاهات النصف قطرية (الشعاعية)

Lateral Movement in Radial Directions

لاحظ الباحثون وجود الانتقال النصف قطرى (الشعاعى) من نسيج اللحاء إلى نسيج الخشب فى العديد من النباتات . ولقد قدر أن الانتقال النصف قطرى للنواتج الأيضية الموسومة من اللحاء إلى الخشب فى نبات الفاصوليا يصل إلى حوالى ٢٥٪ من الكمية الكلية الموجودة فى اللحاء (3) . وفى دراسة أخرى على جزء من ساق نبات الصفصاف المورق بغاز $^{14}\text{CO}_2$ واكتشف وجود السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) فى نضج أو نز نسيج الخشب لهذا الساق (52) . ويعتقد أن الأشعة الوعائية (vascular rays) وهى تمثل اتصالات حية ممتدة بين نسيجي الخشب واللحاء تقوم بتسهيل الحركة الجانبية النصف قطرية بين اللحاء والخشب بدرجة كبيرة .

معدلات الانتقال وسرعاته (Translocation Rates and Velocities)

عندما تأخذ فى الاعتبار كميات المواد التى يحتاجها النمو السريع لأعضاء التخزين ، نستطيع أن نتصور أهمية معدلات الانتقال للمواد فى نسيج اللحاء . ولقد قدر الباحثون الأوائل هذه المعدلات عن طريق حساب الزيادة فى الوزن الجاف للثمار والدرنات والجنذور المخزنة والأعضاء الأخرى التى تسحب كميات كبيرة من المواد من القنوات اللحاءية ، ولكن هذه الطريقة لها مشاكل وصعوبات كثيرة . ويجب الأخذ فى الاعتبار

حسابات أخرى عديدة قبل أن نحسب المعدل الحقيقي للانتقال ، فمثلاً يجب الأخذ في الاعتبار التخليق المحلى للنواتج الأيضية ، إذا كنا ندرس معدل الانتقال في نسيج يقوم بعملية التمثيل الصوتى . كذلك يجب حساب الفقد الناتج عن التنفس أو إعادة توزيع النواتج الأيضية ، وفي أحوال عديدة فإنه لا يمكن قياس هذا الفقد بطريقة مباشرة ، لذا فإن معدلات الانتقال المحسوبة بهذه الطريقة تعطينا مؤشراً فقط عن الانتقال الفعلى الذى حدث .

طرق اقتفاء الأثر Tracing Techniques

أتاحت طرق اقتفاء الأثر حساب معدلات مضبوطة بدرجة ما للانتقال . وفي هذه الطرق تغذى إحدى أوراق النبات بغاز ، $^{14}\text{CO}_2$ ، وبذلك يتم تمثيل الكربون المشع ، ثم نتبع النواتج الأيضية الموسومة ، أى ذات النشاط الإشعاعى - على مسافات مختلفة من الساق - ويوضح جدول (١٥ - ٣) بعض معدلات الانتقال المقدره بهذه الطريقة . وإذا أخذنا في الاعتبار المساحات الضيقة المتاحة من الأنابيب الغربالية لعملية الانتقال داخل اللحاء - فإننا ندهش لهذه المعدلات المرتفعة من الانتقال والمقدرة في جدول (١٥ - ٣) وتزداد هذه الدهشة إذا علمنا إن النواتج الأيضية يجب أن تعبر الآلاف من

جدول ١٥ - ٣: معدلات الانتقال في أنواع نباتية مختلفة كما قدر بطريقة اقتفاء أثر المواد النشطة إشعاعياً .

المرجع	المعدل سم / ساعة	النبات
Biddulph and Cory, 1957	107	فاصوليا حمراء
Kursanov et al., 1953	85-100	بنجر السكر
Swanson and El-Shishiny, 1958	60	صنوبر
Weatherley, Peel, and Hill, 1959	100	صنوبر
Hartt et al., 1963	84	قصب السكر
Webb and Gorham, 1964	290	كوسنة
Vernon and Aronoff, 1952	100	عول الصويا
Pristupa and Kursanov, 1957	40-60	قرع عسل

الحواجز الغريالية (الصفائح الغريالية) عند خروجها من الورقة إلى أن تصل الجذور . ولقد استنتج كل من وينرلى وويل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) أن إحدى النواتج الأيضية لكى تمر فى لحاء ساق الصفصاف لمسافة ١٦ سم لابد لها من أن تمر من خلال ١,٦٠٠ - ٢٠٠٠ صفيحة غريالية - وفى آخر هذه الفصل سنتناقش الآليات التى توضح كيف يكون معدل الانتقال عالياً بهذه الطريقة على الرغم من وجود معوقات كثيرة فى القنوات اللحاءية .

اختلاف معدلات الانتقال تبعاً لاختلاف النواتج الأيضية

Different Metabolites With Different Translocation rates

لاحظ العديد من الباحثين اختلاف معدلات الانتقال تبعاً للنواتج الأيضية فمثلاً - إذا غذيت أوراق نبات الفاصوليا البالغ من العمر ١٢ يوماً - بمحاليل مختلفة من الماء المحتوى على نظير الهيدروجين المشع التريتيوم^(١) (THO) Tratiated water ، ^{32p} والسكروز الموسوم (¹⁴C - Sucrose) فإننا نحصل على معدلات مختلفة من الانتقال لكل مادة من المواد السابقة (3) ، فالسكروز يتحرك بمعدل أسرع نسبياً (١٠٧ سم/ ساعة) ، ويتحرك كل من الفوسفور المشع والماء الموسوم بمعدل يصل ٨٧ سم/ ساعة . ولقد تحصل كل من جاج وأرونوف Gage & Aronoff (21) على نتائج مشابهة عندما استعملوا الفركتوز الموسوم (¹⁴C - fructose) والماء الموسوم (THO) بالتريتيوم - لأعناق الورقة المفصولة لنبات فول الصويا والبالغ من العمر ثلاثة أسابيع - ولقد وجد الباحثان أن سكر الفركتوز الموسوم قد انتقل بمعدل أسرع من الماء الموسوم - واقترح الباحثان أن كلاً من السكريات والماء مستقلان بدرجة كبيرة عن بعضهما البعض فى انتقالهما داخل اللحاء . هذا بالإضافة إلى أن دراسات نيلسون وجورهام (51) Nelson & Gorham - دلت على أن الأحماض الأمينية تنتقل داخل اللحاء بمعدلات مختلفة عن السابق الإشارة إليها .

العوامل المؤثرة على عملية الانتقال Factors Affecting Translocation

توجد عوامل عديدة تؤثر على معدل الانتقال فى النباتات - وأهمها درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية ، تدرج التركيز ، نقص العناصر الغذائية والهرمونات

(١) tritium كلمة يونانية تعنى الثالث third وهذا النظير المشع لهوى نواته على بروتون واحد وعدد ٢ نيوترون - وهو النظير الوحيد المشع للهيدروجين .

النباتية - ولا تمثل هذه العوامل المذكورة كل العوامل التي تؤثر على العملية ، ولكنها درست باستفاضة .

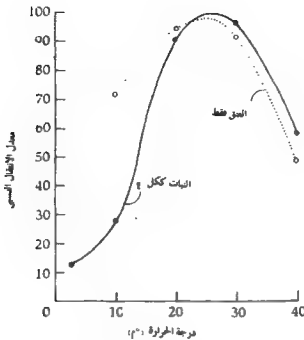
درجة الحرارة Temperature

إذا تغيرت درجة الحرارة المحيطة بالنبات - وقدرنا الزيادة أو النقص في الوزن الجاف لأعضاء النبات المختلفة ، فإننا نحصل على قياسات غير مباشرة لمعدلات الانتقال ، ونبت هذه الطريقة على أساس أن الوزن الجاف لعضو ما يعكس معدل انتقال الذائبات إلى هذا العضو . وباستخدام الطريقة السابقة استنتج كل من هيويت وكورتس و Hewitt & Curtis (33) أن درجة الحرارة المثلى للانتقال في نبات الفاصوليا تقع ما بين ٢٠ - ٣٠ °م .

ويجب أن نذكر أنه بتعرض النبات لمجال حرارى محدد فإن جميع عمليات الأيض المختلفة تتأثر بهذه الحرارة ، لذلك لا نستطيع أن نحصل على الصورة الحقيقية لتأثير الحرارة على معدل الانتقال في حد ذاته . وحلول كل من إسوانسون وبوهنج (61) Swanson & Böhning حل هذه المشكلة وذلك باستخدام معاملات الحرارة الموضعية (Localized temperature treatments) وفي هذه التجربة بُيئ نبات الفاصوليا على درجة حرارة ٢٠ °م \pm ١ ووضع عنق إحدى الأوراق داخل اسطوانة حرارية معزولة ومغلقة (temperature - jacket) . بينما غمس النصل في محلول سكروز ، ووضع النبات كله داخل خزانة (كائية) مظلمة حيث حفظت درجة الحرارة ثابتة ٢٠ °م \pm ١ ، وهكذا فإن النبات ككل يكون معرضاً لدرجة حرارة ثابتة واحدة - باستثناء عنق الورقة - وبعد مرور ١٣٥ ساعة من المعاملة أخذت الزيادة في طول الساق كمقياس لمعدل انتقال السكروز خلال العنق إلى الساق (لاحظ شكل ١٥ - ٨) .

وتوافقت النتائج في هذه التجربة مع نتائج Hewitt & Curtis بدرجة كبيرة ، والتي عُرِض فيها النبات ككل لتغيرات في درجة الحرارة . والنقطة المهمة التي أظهرتها تجارب Swanson & Böhning هي أن انتقال الذائبات تتأثر بدرجة الحرارة بطريقة مشابهة للعمليات الفسيولوجية الأخرى ، أى أن معدل الانتقال يزداد بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى الحد الأقصى ثم ينقص المعدل بعد ذلك بسبب التأثيرات الضارة للحرارة المرتفعة .

وحديثاً أمكننا الحصول على معدل انتقال السكريات الموسومة تحت تأثير درجات

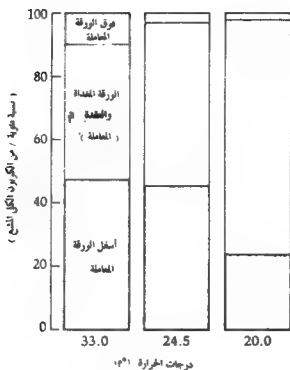


شكل ١٥ - ٨ تأثير درجة الحرارة على معدل انتقال الكربوهيدرات في عرق ورقة واحدة - وفي النبات ككل (غمس النصل في محلول سكروز) .

عن C.A. Swanson and R.H. Bohning. 1951. *Plant Physiol.* 26:557 and S.P. Hewitt and O.E. Curtis. 1948. *Am. J. Bot.* 35:746.

الحرارة المختلفة ، عندما غذيت نباتات قصب السكر (sugar cane) بغاز $^{14}\text{CO}_2$ إزداد معدل الانتقال بزيادة درجة الحرارة ، وعندما عرضت النباتات لدرجات حرارة مقدارها ٢٠ ، ٢٤،٥ ، ٣٣ م كان معدل الانتقال كالآتي : ٨٤ سم / ساعة ، ٩٣،٦ سم / ساعة ، ١٢٠ سم / ساعة (29) ويوضح شكل (١٥ - ٩) توزيع النشاط الإشعاعي بعد ٩٠ دقيقة من تعريض النبات لغاز $^{14}\text{CO}_2$ على درجات الحرارة السابق ذكرها .

وتؤثر درجة حرارة الجنور على اتجاه الانتقال أى إلى أعلى أو أسفل الورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ ولقد وجدت هارت (29) Hartt أن حفظ درجة حرارة الجنور عالية عن درجة حرارة السوق يهبط من معدل الانتقال إلى الجنور ويقلله إلى السوق (القمة) - وعندما

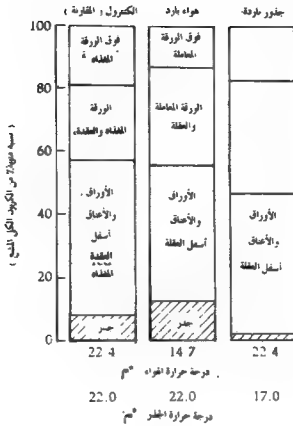


شكل ١٥ - ٩ تأثير درجة الحرارة على توزيع ^{14}C في نبات قصب السكر - بعد ٩٠ دقيقة من تعريض ورقة واحدة لغاز $^{14}\text{CO}_2$.

من : C.E. Hartt, 1965. Plant Physiol. 40:74.

عكس الوضع أى كانت درجة حرارة السوق أعلى من درجة حرارة الجذور زاد معدل الانتقال إلى القمة ونقص معدل الانتقال إلى الجذور . ونستطيع أن نستنتج من شكل (١٥ - ١٠) أن جذور وقمم نباتات قصب السكر تشكل أماكن سحب أو جذب (بالوعات) للسكريات الموسومة ^{14}C - Sugars والمنقولة من الورقة المعاملة .

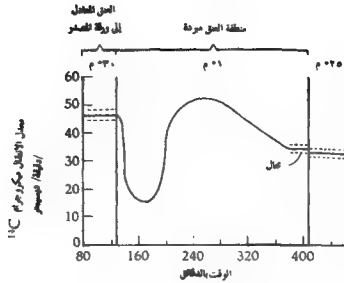
ويزيد معدل تنفس هذه الأعضاء النباتية بزيادة درجة الحرارة . لهذا فإن زيادة حرارة الجذر عن حرارة الساق تؤدي إلى زيادة معدل الانتقال إلى أسفل ، كذلك يزداد معدل الانتقال إلى أعلى (القمة) إذا ازدادت حرارة السوق عن حرارة الجذور . وتؤثر درجة الحرارة على العمليات الأيضية المسؤولة عن إفراز السكريات في الأنابيب الغربالية عند الأنسجة المصدرة (أنسجة الإمداد) وإفرازها من الأنابيب الغربالية عند أماكن السحب أو الجذب عند البالوعة أو أنسجة الاستقبال ، لهذا تتحكم درجة الحرارة في معدل الانتقال كما أثبتت التجارب في قصب السكر (23, 63) . وإذا بردت أماكن السحب أو



شكل ١٥ - ١٥ توزيع الكربون المشع ^{14}C بعد ستة أيام من المعاملة - ويوضح الشكل تأثير درجة حرارة كل من الجذور والساق على معدل الانتقال - لاحظ عندما حفظت الجذور على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة السوق . زاد معدل الانتقال إلى الجذور ونقص المعدل إلى القمة وعندما حفظت الجذور على درجة حرارة أقل من السوق نقص معدل الانتقال إلى الجذور ولكنه زاد إلى القمة .

عن . C.E. Hartt, 1965. Plant Physiol. 40:74.

البالوعات على درجة حرارة $1^{\circ}C$ فإننا نلاحظ إنحدار وسقوط واضح في معدل الانتقال للمواد الضوء تخليقية الموسومة إلى معدل ثابت جديد تصل قيمته إلى حوالي 35% من المعدل الأصلي السابق قبل التبريد (23) ، فإذا أوقف التبريد فإن المعدل السابق يسترد أو يستعاد . وترجع حالة الثبات في معدل الانتقال في حالة استخدام درجة الحرارة المنخفضة لأماكن البالوعات (Sinks) - على الأرجح إلى الإفراز النشط لنواتج التمثيل الضوئي - في الأنابيب الغربالية - من الورقة المعاملة والتي تكون في درجة حرارة غير مثبثة لعملية الإفراز . ونحصل على نتائج مختلفة لنفس النبات وذلك إذا استخدمنا درجات حرارة منخفضة (من $1^{\circ}C$ - $25^{\circ}C$) لمناطق أخرى بخلاف المصدر والبالوعة (الورقة المعاملة وأماكن الجذب أو السحب) - مثل أعناق الأوراق (63) .



شكل ١٥ - ١١: معدل عملية الانتقال خلال فترة ٤٠٠ دقيقة - وقد حسب المعدل على أساس تراكم الكربون المشع في البالوعة ككل (جميع الأجزاء النباتية البعيدة عن المنطقة الباردة) لكل دقيقة لكل ديسيمتر من السطح الورق المعادل . حدد وقت الصفر من بداية المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$. بردت منطقة العنق إلى درجة ٠١ م - ٠٢ م من ١٣٠ دقيقة حتى ٤١٠ دقيقة بعد المعاملة .

عن C.A. Swanson and D.R. Geiger, 1967, Plant Physiol.

فإذا بردت منطقة قلبها ٢ سم من عنق الورقة إلى درجة ٠١ م بينما ظل باقي النبات على درجة حرارة قلبها ٣٠ م فإننا نلاحظ انحدار سريع لمعدل انتقال النواتج الضوئية تخليقية الموسومة ^{14}C - Photosynthate ، ولكن في فترة مناسبة - يحدث تكيف حراري (Thermal adaptation) - ويحدث استرداد للمعدل الأصلي ، وفي هذه الحالة فإن إعادة تدفئة العنق الورقي إلى درجة حرارة ٢٥ م يكون تأثيره بسيطاً على معدل الانتقال (لاحظ شكل ١٥ - ١١) .

ونبات بنجر السكر (sugar beet) له المقدرة على تكيف نظام النقل اللحائي الخاص به لدرجات الحرارة الباردة - لذلك يوصف بأنه « نبات مقاوم للبرودة » (chilling-tolerant plant) أما نبات الفاصوليا والذي يحدث به تثبيط واضح لنظام النقل اللحائي في حالة البرودة (من ١ - ٢ م) يوصف بأنه نبات حساس للبرودة (chilling-sensitive plant) ، وتوجد أدلة على أن تبريد هذه النباتات الحساسة للبرودة يثبط النقل اللحائي عن طريق الانسداد الميكانيكي للمصفائح الغشائية وليس بسبب التثبيط المباشر لإحدى العمليات الحيوية التي تتحكم في الانتقال (24) .

وقد لاحظ الباحثون حالة مشابهة في حالة نباتات القطن المعرضة للدرجات الحرارية المرتفعة . فقد لاحظوا تكوين سدادات الكالوز (callose) في عناصر الأنابيب الغربالية عند تعرض نباتات القطن للدرجة حرارة أعلى من 40°C لمدة ١٥ دقيقة فقط (56, 40) وبذلك تسبب درجة الحرارة المرتفعة نقص معدل الانتقال عن طريق تكوين الكالوز الذى يسبب ضيق (قِمَط / تقلص) ثقبوب الصفيحة الغربالية ، ولقد وجد أنه يمكن استرداد المستوى العادى أو الطبيعى من معدل الانتقال في خلال ست ساعات بعد إعادة النباتات إلى درجة الحرارة الملائمة (41) .

الضوء Light

كما سنرى فيما بعد في فصل لاحق أن معدل تمثيل CO_2 يزيد بزيادة شدة الضوء ، كذلك تزيد نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف كلما زادت شدة الإضاءة ، وهذا يدل على أن معدل الانتقال إلى الجذر يزيد عن معدل الانتقال إلى الساق في حالة زيادة شدة الضوء لاحظ جدول (١٥ - ٤) .

جدول ١٥ - ٤ : يوضح زيادة نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف لنبات القمح - بزيادة شدة الإضاءة .

شدة ضوء (قدم/للمعد)	نسبة جذر المجموع الخضرى
200	0.14
500	0.17
1000	0.27
1750	0.32
2500	0.32
5000	0.43

من : Data of D.J.C. Friend, V.A. Nelson, and J.L. Fisher, as reported by C.D. Nelson, 1963, Environmental Control of Plant Growth, New York: Academic Press.

وأدت دراسات نيلسون وجراهام Nelson & Garaham (50) عن معدل انتقال نواتج الأيض الموسومة - تحت ظروف الضوء والظلام إلى نتائج مهمة - فقد سمحا لنباتين من

نباتات فول الصويا. عمر كل منهما ثلاثين يوماً. أن يقوموا بعملية التمثيل الضوئي في وجود $^{14}\text{CO}_2$ لمدة خمس عشرة دقيقة ، بعد ذلك سمح لنبات واحد أن يمكث في الضوء لمدة إضافية قدرها ثلاث ساعات - بينما وضع النبات الثاني في الظلام لمدة ثلاث ساعات أيضاً ، ثم حلت أجزاء كلاً من النباتين ، وأظهرت النتائج حدوث انتقال في حدود حوالي ٢٪ من الكمية الكلية للنشاط الإشعاعي إلى قمة الساق (stem tip) وانتقال في حدود ٤,٤٪ إلى الجنور وذلك في النباتات التي عرضت لثلاث ساعات إضاءة إضافية . بينما في النباتات التي وضعت لفترة ثلاث ساعات في الظلام حدث انتقال في حدود ٠,٥٪ إلى قمة الساق وحدث انتقال في حدود ١٦,٥٪ إلى قمة الجنر ، ونستطيع أن نستنتج من هذه البيانات أن الظلام . يشجع الانتقال بدرجة كبيرة إلى الجنور عن الانتقال إلى السوق .

وأظهرت الدراسات أيضاً أن معدل الانتقال يتأثر بنوعية الضوء الساقط على النبات . فقد وجد هارت Hartt (30) أن معدل انتقال النواتج الضوء تخليقية الموسومة بالكربون ^{14}C يزداد في أنصال أوراق قصب السكر المفصولة ، وذلك في وجود الضوء الأحمر والضوء الأزرق .

ولقد دعمت نتائج هارت Hartt نوعاً ما وذلك باكتشاف أن الضوء الأحمر يزيد أيضاً من امتصاص السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) في ريشة (plumule) بادرات البسلة الشاحبة ظلامياً etiolated (25, 26) .

المثبطات الأيضية Metabolic Inhibitors

لقد أظهرت التجارب (28, 36, 64, 68) أن المثبطات الأيضية مثل 2,4 - dinitrophenol (DNP) (٢ ، ٤ - ثنائي النيتروفيئول) ، الزرنيخيت arsenite ، آزيد azide ، أيودوخلات iodoacetate ، فلوريد fluoride ، سيانيد الهيدروجين hydrogen cyanide - تثبط انتقال المواد الكربوهيدراتية . ولا يعرف بالضبط ما إذا كان المثبط الأيضي يؤثر على أيض عناصر اللحاء الموصلة نفسها أم يؤثر على أيض الخلايا المصدرة للمواد الكربوهيدراتية والخلايا المستقبلية (البالوعات) . فقد يرسل المثبط الأيضي إلى خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل) في الورقة حيث يثبط عملية انتقال النواتج الضوء تخليقية من خلية إلى أخرى وبذلك يثبط الانتقال إلى عناصر اللحاء الموصلة ، وقد يرسل المثبط الأيضي إلى خلايا أماكن الجذب أو السحب وهي البالوعات Sinks - حيث يعوق

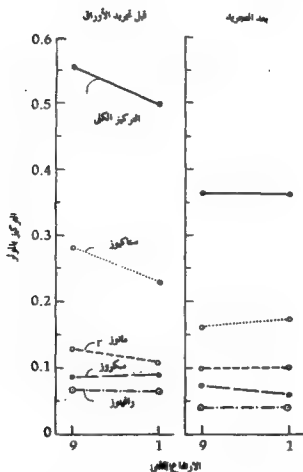
ترسيب وتخزين النواتج الأيضية المنتقلة ، وفي كلتا الحالتين فإن معدل الانتقال يبطئ - ومن الجدير بالذكر أن سوانسون Swanson (60) ذكر في استعراضه عن هذا الموضوع أن نتائج تجارب المثبطات الأيضية تدل على أن معدل الانتقال يرتبط بأبيض الأنسجة المصدر (أنسجة الإمداد) وأنسجة الاستقبال (البالوعات) أكثر مما يرتبط بأبيض الخلايا الموصلة نفسها (الأنابيب الغربالية) . ودلت الأبحاث التي أجريت على بادرات فول الصويا (28) ، والخروع Caster bean (36) على أن مثبط داي نيتروفينول (DNP) يبطئ الانتقال عن طريق تثبيط العمليات الأيضية المسؤولة عن حركة النواتج الضوء تخليقية إلى داخل وخارج الأنابيب الغربالية ، ولا يؤثر المركب (DNP) على عملية الانتقال داخل الأنابيب الغربالية .

ولقد وجد كل من سيج وسوانسون Sij & Swanson (59) أن الانتقال اللحائى (phloem translocation) في أنسجة عتق ورقة القرع العسلى Squash يتقدم بصورة طبيعية تحت الظروف اللاهوائية - بعد فترة تكيف قصيرة - ومرة ثانية تؤيد هذه التجارب الرأى القائل أن المثبطات مثل السيانيد cyanide لا تثبط الانتقال اللحائى نتيجة لتثبيطها لأبيض العناصر الموصلة - بل تبدى المثبطات الأيضية أثرها بانتقالها إلى مناطق الإمداد أو أماكن الجذب أو السحب (البالوعات) أو مناطق الاستقبال حيث تثبط عمليات التمثيل الضوئى والتخزين والترسيب . لكن كورسانوف Kursanov (37) أكد على دور الأيض في عملية الانتقال داخل اللحاء ، وبالأخذ في الاعتبار نتائج هذه التجارب نستطيع أن نقول أن المثبطات الأيضية لها أثر ولو جزئياً على عملية الانتقال من خلال تأثيرها على أبيض العناصر الموصلة نفسها .

منحدر تدرج التركيز Concentration Gradient

يعتقد العلماء ان اتجاه سريان السكر في الأنابيب الغربالية يكون في اتجاه تدرج تركيز السكريات الكلية - أى من المكان الأعلى تركيزاً إلى المكان الأقل تركيزاً في السكر . وأظهرت الأبحاث المبكرة لكل من Mason & Maskell (42, 43) أن انتقال السكريات في نبات القطن يسلك نمطية الانتشار (diffusion) ، أى أن هناك علاقة بين معدل الانتقال وتدرج تركيز السكريات في اللحاء ، ولقد وجد الباحثان أن اتجاه الانتقال يكون باستمرار من المنطقة ذات التركيز العالى إلى المنطقة ذات التركيز الأقل ، ووجدوا كذلك أن نزع أوراق النبات (تجريد من الأوراق) defoliation يسبب اختفاء تدرج التركيز

بالسكرات - (لاحظ أيضاً استعراض ماسون وفيليس Mason & Phillis (44)). ولقد وجد زيمرمان Zimmermann (69, 70, 71, 72) إنحدار تدرجى التركيز فى سيقان نباتات لسان العصفور الأبيض^(١) white ash - يكون فى حدود ٠,٠١ مول/ متر ، ويكون هذا التدرج موجباً فى الاتجاه إلى أسفل داخل جزم الشجرة . وأظهرت كذلك تجارب هذا العالم على تجريده أوراق النبات (defoliation) توافقاً مع تجارب مانسون وماسكيل Manson & Maskell السابق ذكرها . ولقد وجد زيمرمان Zimmermann - أن تجريد النبات من الأوراق لإزالة الإمداد الكربوهيدراتى يسبب اختفاء تدرج تركيز السكرات فى الأنابيب الغربالية وعلى أى حال - فإن تدرج تركيز بعض السكرات فى هذه الحالة يكون سلبياً بدرجة بسيطة - لاحظ شكل (١٥ - ١٢)



شكل ١٥ - ١٢ : تدرج التركيز فى جذع شجرة الدروار (لسان العصفور Fraxinus americana) قبل وبعد نزع الأوراق تخطى تدرج التركيز بنزع الأوراق . بعض التدرج يصير سلبياً نوعاً ما .

من : M.H. Zimmermann. 1938. Plant Physiol. 33:213.

(١) اسمه العلمى (Fraxinus americana L.) من عائلة Oleaceae وهو من أشجار الأخشاب الجميلة .

ومستأنش أهمية تدرج التركيز للسكريات في اللحاء مع الجزء الخاص بآلية الانتقال .

نقص العناصر الغذائية Mineral Deficiencies

اختصت معظم الدراسات التي تناولت أثر العناصر الغذائية على الانتقال للحائى بعنصر البورون - فقد وجد كل من جوخ وذوجر Gauch & Dugger (22) أن امتصاص وانتقال السكروز الموسوم بورقة الطماطم والفاصوليا المغموستين في محلول من السكروز الموسوم ^{14}C - sucrose قد ازداد بدرجة واضحة نتيجة لإضافة عنصر البورون إلى المحلول السكرى . ويقترح هذان العالمان وجود مركب أو معقد ينشأ بين البورون والسكروز وهذا المركب يمر بسهولة من خلال الأغشية الخلوية بدرجة أكبر من مرور السكروز بمفرده . ومن الجدير بالذكر أن البورون يشجع انتقال منظمات النمو بدرجة كبيرة - مثل D - 2,4 إندول حمض الخليك (IAA)، ٢، ٤، ٥ - ترائى كلوروفينوكسى حمض الخليك (2,4,5-T) ونفثالين حمض الخليك (NAA) إذا استعملت مع السكروز (22) .

وبخلاف تأثيرات البورون فإننا نعرف القليل عن تأثير العناصر الغذائية على الانتقال داخل اللحاء ، وهل يؤثر نقص العنصر على عملية الانتقال داخل اللحاء في حد ذاتها أم يؤثر عن طريق تحوير عمليات الأيض لأنسجة الإمداد supplying tissues وأنسجة الاستقبال receiving tissues - فهذا غير معروف .

الهرمونات Hormones

يرتبط وجود الهرمونات النباتية بمراكز النمو النشطة في النبات ، وعلى الأقل فإن الهرمونات لها تأثير قوى غير مباشر على الانتقال للحائى . وكما هو معروف فإن الهرمونات النباتية تشجع نمو الخلايا والأنسجة النباتية ، وهذا يتطلب إمداداً ونقلًا للنواتج الأيضية بدرجة كبيرة لمقابلة متطلبات النمو النباتية والطاقة .

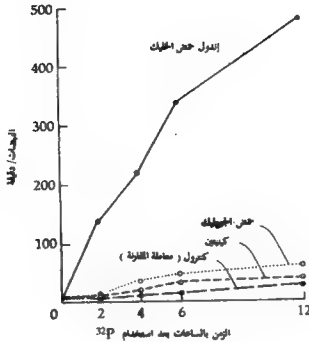
ويعتقد كثير من الباحثين أن أبيض مراكز النمو (أى البالوعات) لها تأثير قوى على الانتقال للحائى ، وبذلك تتحكم الهرمونات النباتية مثل السيتوكينين واندول حمض الخليك وحمض الجيبليك ولو جزئياً في عملية الانتقال للحائى .

والمعروف أن الكينيتين Kinetin (سيتوكينين صناعي) يؤثر على استقبال المركبات النيتروجينية الذائبة (47) . فمثلاً إذا نزعنا إحدى أوراق نبات الدخان *Nicotiana rustica* - يحدث انتقال للمركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق ، وبذلك لا تحدث عملية تجريد للبروتين في النصل لذا يتحول إلى اللون الأصفر ، أما إذا رش النصل بالكينيتين فإنه يظل أخضر اللون بسبب عدم رحيل المركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق - زد على ذلك - إذا رش نصف النصل بالكينيتين - فإن المواد النيتروجينية الذائبة تنتقل من نصف النصل الغير مرشوش إلى النصف المرشوش ، وبعبارة أخرى فإن الكينيتين يشجع تراكم المركبات النيتروجينية الذائبة وسناقش هذا الموضوع بالتفصيل في الفصل العشرين .

وإذا قطعنا القمة النامية (decapitation) لنبات الفاصوليا والبسلة ، ووضعنا عجينة من اللانولين على سطح القطع فإننا نلاحظ تراكم قدر بسيط من الفوسفور المشع (^{32}P) أو السكروز الموسوم ^{14}C sucrose في السلامة المفصولة القمة النامية (decapitated internode) عندما تضاف تلك المركبات المشعة إلى الجزء السفلي من الساق .

أما إذا وضعنا أندول حمض الخليك في عجينة اللانولين يحدث تراكماً كبيراً لهذه المركبات الموسومة في السلامة المفصولة القمة النامية أى السلامة التي تحت عجينة اللانولين (22, 9) . ومن الجدير بالذكر أن كلاً من الكينيتين وحمض الجيبريليك يحدثان تأثيراً ضعيفاً في مثل هذه الأحوال . لكن التأثير المشترك لكل من الكينيتين (IAA) أو الجيبرلين (IAA) يكون مشجعاً بدرجة كبيرة وواضحة لعملية الانتقال داخل اللحاء ، ويوضح شكل (١٥ - ١٣) تراكم الفوسفور المشع في السلامة مفصولة القمة كنتيجة لاستخدام الهرمونات النباتية .

وقد تحصل كل من نيلسون وكروتوف Nelson & Krotov (32) على نتائج مشابهة بدرجة ما مع نبات فول الصويا (soybean) . فعندما أزال هذان العالمان المرسم القمى للنبات ، ووضعوا بدلاً منه محلول مائي من أندول حمض الخليك مع حمض الجيبريليك ، ثم عرضوا ورقة واحدة من النبات لغاز $^{14}CO_2$ لمدة ثلاثين دقيقة ، ثم قدروا توزيع الكربون المشع في أجزاء النبات المختلفة واتضح من هذه التقديرات أن كلاً من الهرمونين سبب زيادة في الكمية الكلية للنواتج الضوء تخليقية المحتوية على الكربون المشع ^{14}C - photosynthate المنقولة ، كذلك زاد معدل الانتقال .



شكل ١٥ - ١٣ يوضح تراكم الفوسفور المشع ^{32}P خلال فترة ١٢ ساعة في سلاميات الفاصوليا المنفصلة القمة والاستجابة المرتبة على استخدام إندول حمض الخليك ، الكينين ، حمض الجوزييك .

من : A.K. Seth and P.F. Wareing. 1967. J. Exp. Bot. 18:65.

كذلك إذا عوملت جذور كرمة العنب (grapevine roots) بمركب البنزيل أدنين (BA) (benzyl adenine) - يترتب على هذه المعاملة زيادة واضحة في كمية النواتج الضوء تخليقية الموسومة المنقولة إلى الجذور - بعد معاملة الأوراق بغاز $^{14}\text{CO}_2$ (57) - فضلاً عن ذلك فإن كمية الأحماض الأمينية الموسومة المنقولة إلى الجذور قد زادت أيضاً ، وأدت هذه النتائج إلى اقتراح أن السيوتكينين له تأثير مشجع واضح على حركة وانتقال العديد من المواد المختلفة في النبات .

آليات (ميكانيكيات) النقل اللحاء Mechanisms of Phloem Transport

تقدم العديد من الباحثين بنظريات عدة لتفسير كيفية انتقال نواتج التمثيل الضوئي في اللحاء . وإحدى هذه النظريات القديمة والمستعمدة الآن تقول أن انتقال المواد يكون نتيجة لحركة الانسياب البروتوبلازمي protoplasmic streaming ، وتكون هذه النظرية العالم دى فري

في عام ١٨٥٥ م (de Vries) . ويقول دى فرى أن دقائق الذائبات تكون ممسكة في السيتوبلازم الدوار الخاص بعناصر الأنابيب الغريالية ، وبذلك تحمل الذائبات من أحد أطراف الخلية إلى الطرف الآخر ، وتمر هذه الدقائق من خلال الصفائح الغريالية عن طريق الانتشار داخل الأشرطة السيتوبلازمية الرابطة للعناصر الغريالية .

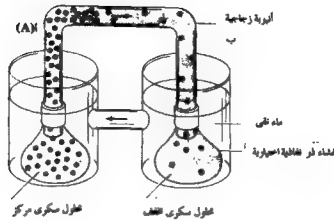
ولقد اتضح بعد ذلك أن نظرية الانسياب البروتوبلازمي لا تستطيع أن تعلل لنا الكثير من معلوماتنا الحاضرة عن النقل اللحائى .

ويعتبر الانتقال من المصدر إلى المصب أو البالوعة Source- sink translocation أحسن تفسير وذلك عن طريق ربط النقل النشط لدخول وخروج النواتج الضوء تخليقية في اللحاء مع ميكانيكية الانسياب الضغطى .

نظرية الانسياب الضغطى (الكتلى) لنخ Münsh Pressure Flow Hypothesis

شرح منخ الأسس الفسيولوجية لنظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى في عام ١٩٣٠ (48) - ويعتقد منخ أن هناك انحدار تدرج ضغط الامتلاء (turgor pressure gradient) بين أنسجة الإمداد (المصدر) supplying tissues وأنسجة الأستقبال receiving tissues (sink) - أو المصب أو البالوعة .

وتبعاً لهذه النظرية فإن النواتج الأيضية (metabolites) تنتقل سلبياً في الاتجاه الموجب لتدرج التركيز - أى بعبارة أخرى (في داخل نظام الانسياب الضغطى) - يوجد أنسياب للذائبات والماء في اتجاه واحد (unidirection) داخل الأنابيب الغريالية ، وهذا الانسياب يكون تبعاً لانحدار تدرج الضغط الامتلاعى (turgor pressure gradient) - ويوضح شكل (١٥ - ١٤) نظاماً ميكانيكياً مادياً لنظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى - في هذا النظام فإن كلاً من أ ، ب يمثل أزموميتر osmometer ينفذ الماء فقط (أى شبه منفذ) ، ويحتوى أزموميتر (أ) على محلول مركز بالنسبة لأزموميتر (ب) ، وكلاهما مغمران في ماء مقطر ويتصل الوعاءان الخاصان بأزموميتر (أ) ، (ب) بقناة (channel) تعطى قليلاً من المقاومة لانسياب الذائبات والماء . وبما أن هذا النظام نظام مغلق والأغشية الخاصة بالأزموميترات أغشية شبه منفذة أى لها صفة النفاذية الاختيارية .



شكل ١٥ - ١٤: نظام ميكانيكي يوضح نظرية منع الأتسباب الضغطي أو الكتل - وفي هذا النظام ينساب الماء إلى المحلول السكري المركز (أ) فيولد ضغطاً يسبب سريان المحلول السكري المركز إلى الجانب الآخر (ب) ويستمر السريان حتى يحدث الاتزان أو يتساوى جهد الماء في القسمين .

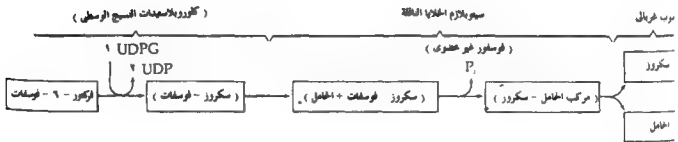
أو الانتخائية (semipermeable or differential permeability) وبذلك يدخل الماء إلى كل من (أ) ، (ب) ويولد ضغطاً امتلائياً - ويولد أزمومتر (أ) ضغطاً إمتلائياً أعلى من الضغط الإمتلائى لأزمومتر (ب) لأنه يحتوى على محلول سكري مركز وينتقل هذا الضغط إلى بقية النظام من خلال القناة الموصلة بين الوعائين ، وبذلك يتولد نظام دوار أو دائرى ، وينساب الماء من (أ) إلى (ب) حاملاً معه الذائبات (انتقال سلبى) - وكذلك ينساب الماء من (ب) بسبب الضغط المتولد ، ويعود للدوران عن طريق القناة التى بين الوعائين - وفي هذا النظام يعتبر (أ) هو أزمومتر الإمداد أما (ب) فهو أزمومتر الاستقبال - وإذا طبق هذا النظام على النبات فإن (أ) يمثل المَصْدَرُ أو أنسجة الإمداد ويمثل (ب) أنسجة الاستقبال (المصب أو البالوعة) ، وتمثل القناة التى بين الوعائين - الأوعية الناقلة وهى اللحاء والخشب - وبهذه الطريقة يتضح لنا كيف تنتقل السكريات لمسافات طويلة خلال الأنابيب الغربالية .

ويرى سوانسون Swanson (60) أن حركة السكريات من الخلايا الكلورانشيمية للورقة إلى الأنابيب الغربالية ربما تحدث ضد تدرج التركيز - أى أن حركة الذائبات من خلية إلى أخرى داخل نسيج الورقة والتفريغ (الصرف) النهائى لهذه الذائبات فى عناصر الأنابيب الغربالية يمكن اعتبارها عملية نشطة (active process) أى تحتاج إلى طاقة .

ويعتقد بعض الباحثين أن فوسفات السكر (sugar phosphates) ونظام حامل نشط (active carrier system) ربما يكونان مشتركين في هذه العملية .

وأظهرت الأبحاث والتحليلات أن أوراق نبات بنجر السكر تحتوي على كميات كبيرة من فوسفات السكر (8) وأن جزيء ATP يشجع حركة أيونات الفوسفات من النسيج الوسطى للورقة إلى اللحاء (38) ، وهذان المدلولان يؤديان إلى اقتراح أن فسفرة السكريات phosphorylation of sugars تعتبر عاملاً مهماً في نقل هذه السكريات عبر أغشية الخلية .

وقد تسهل (facilitate) عملية الفسفرة نقل السكروز عبر الأغشية - أو ربما تنشط عملية الفسفرة جزيء السكروز وبذلك تمكنه من الارتباط مع حامل ما لتكوين مركب أو معقد يمكن جزيء السكروز من المرور بسهولة عبر الأغشية الخلوية (37) ويوضح شكل (١٥ - ١٥) المر أو المسلك المحتمل لنقل السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية .



شكل ١٥ - ١٥: الطريق المحتمل أن يسلكه السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية [(١) يوريدين ثنائي الفوسفات - جلوكوز ، (٢) يوريدين ثنائي الفوسفات] .

ويعتقد الباحثون أيضاً أن امتصاص السكريات في الأنسجة المستقبلية (البالوعات) يتم عن طريق عملية نشطة أيضاً . وتفسر نظرية الانسياب الضغطى أو الكتل انسياب النواتج الأيضية في اتجاه واحد (unidirectional flow) ولكن هذه النظرية تفر وتعرف بوجود الحركة ذات الاتجاهين في النبات ، ولكن هذه الحركة ذات الاتجاهين لا يمكن أن تحدث في نفس الأنبوب اللحاءى ، وذلك داخل حدود توضيحات وتفسيرات نظرية

الانسياب الضغطى أو الكتل . ويقترح كرافتس Crafts (10, 11) أن الأوراق والتي تعتبر أنسجة الإمداد تستطيع أن تخدّم بالوعتين إحداهما جهة قمة الساق والأخرى جهة الجذر أو بعبارة أخرى أن النواتج الأيضية ترحل من الأوراق في أنابيب لحائية منفصلة ومستقلة أى أن الحركة ذات الاتجاهين تحدث في أوعية لحائية منفصلة ومستقلة وتكون تحت تأثير الانسياب الكتل أو الضغطى .

وأظهرت الدراسات التى تمت على النقل اللحائى تدعيماً كبيراً لنظرية الانسياب الضغطى . فقد أظهرت الدراسات وجود تدرج التركيز الموجب في سيقان العديد من النباتات (42, 43, 68, 71, 72) - واختفاء هذا التدرج الموجب نتيجة لتجريد النبات من أوراقه . يُدعم أيضاً النظرية وكذلك حدوث النز أو النضح اللحائى (phloem exudate) عند حز السيقان يُدعم النظرية ، ويخرج هذا السائل الناضح سريعاً في أول الأمر وبعد ذلك يكون بمعدل شبه ثابت ، وهذا يدل في الحقيقة أن عناصر الأنابيب الغربالية تكون تحت ضغط ما ، وعندما نستعرض الأدلة المؤيدة والمعارضة لنظرية الانسياب الضغطى كما صاغها أصلاً منخ - فإنه بالإمكان معارضتها والاتجاه السائد الآن أن هذه النظرية تنطبق على سريان الذائبات داخل أنابيب اللحاء فقط ولكن يحتاج امتصاص الأنابيب الغربالية للسكريات وكذلك امتصاص الأنسجة المخزنة لهذه السكريات يحتاج إلى طاقة وهى عملية نشطة .

تحميل (شحن) وتفريغ اللحاء Phloem Loading and Unloading

في حركة نواتج التمثيل الضوئى داخل النبات تفرز هذه النواتج أولاً داخل اللحاء على حساب الطاقة (ATP) . أى تكون عملية نشطة ، وتسمى هذه العملية شحن أو تحميل اللحاء ، وتدخل هذه الذائبات الخلايا المرافقة ثم تمر إلى داخل الأنابيب الغربالية عن طريق الأشرطة السيترولازمية على الأرجح ، ويؤدى تراكم السكريات في الأنابيب الغربالية إلى جعل جهد الماء سلبياً (يزداد تركيز الذائبات) ، وهذا يسهل جذب الماء من الخلايا المجاورة وكذلك يجذب الماء من تيار التسح نتيجة للأزموزية ، وبذلك يتولد ضغط الامتلاء وتحرك الذائبات إلى الأنسجة المستقبلية (البالوعات) مثل الجنفور ، المرستيمات ، الأوراق الحديثة النامية والثمار . وفي هذه الأنسجة المستقبلية ينساب السكر خارجاً من الأنابيب الغربالية بعملية نشطة على حساب الطاقة الأيضية للخلايا المرافقة وتسمى هذه العملية بتفريغ اللحاء . وتسبب إزالة الذائبات النشطة أزموزياً أن يصبح جهد الماء أقل في قيمته السلبية

داخل قنوات اللحاء وهذا يولد تدرجاً في صالح انتشار الماء خارجاً من الأنسجة المستقبلية (البالوعات) عائداً إلى تيار التتح .

ونود أن نؤكد على النقاط التالية بالنسبة لنظرية الانسياب الضغطي أو الكتلي :

١ - تفسر هذه النظرية حركة الذائبات داخل الأنابيب الغربالية على طول خط تدرج الضغط الامتلاقي من المصدر إلى البالوعة (من أنسجة الإمداد إلى أنسجة الاستقبال) .

٢ - يتم شحن وتفريغ اللحاء بعملية نشطة تحتاج إلى طاقة .

تمد الخلايا المرافقة أو الخلايا البرانشيمية المجاورة للأنبوب الغربالي - الأنبوب الغربالي بالطاقة اللازمة لشحن وتفريغ اللحاء - ولا تشترك الأنابيب الغربالية نفسها في عملية النقل النشط للشحن أو التفريغ .

الأسئلة :

- ١٥ - ١ أذكر و اوصف وظائف الأنواع المختلفة من الخلايا الموجودة في نسيج اللحاء لساق فوات الفلقتين ؟
- ١٥ - ٢ حدد معنى المصطلحات الآتية :
تيار نواتج التمثيل assimilate stream ، البالوعة (المصب) sink ، المضخات الأيضية metabolic pumps ، مصدر نواتج التمثيل assimilate source .
- ١٥ - ٣ ما هي وظيفة (بروتين - ب) P- protein ؟
- ١٥ - ٤ ناقش أنواع المواد التي تنقل داخل اللحاء ؟ وهل الأملاح المعدنية تنقل داخل اللحاء ؟
- ١٥ - ٥ يُعتقد أن نسيج اللحاء يوصل الأملاح في الاتجاه إلى أسفل هل هذا صحيح ؟ فسر ذلك ؟
- ١٥ - ٦ دون و اشرح العوامل التي تؤثر على عملية الانتقال داخل اللحاء .
- ١٥ - ٧ اشرح دور البورون في انتقال سكر السكروز ؟
- ١٥ - ٨ اشرح إحدى العرضيات التي تفسر تأثير السيترين في تكوين أماكن الاستقبال (البالوعات) sinks في النبات - (أماكن جذب النواتج الأيضية) ؟
- ١٥ - ٩ اشرح نظرية منخ للانسحاب الضغطى ؟
- ١٥ - ١٠ اشرح الأحداث التي تحدث في عملية انتقال السكروز من المصدر source إلى المصب أو البالوعة sinke في نبات ما ؟
- ١٥ - ١١ كيف تنتقل المواد في أحد أجزاء النبات الذى لا يحتوى على نسيج وعائى مكتمل التكوين ؟

قراءات مقترحة :

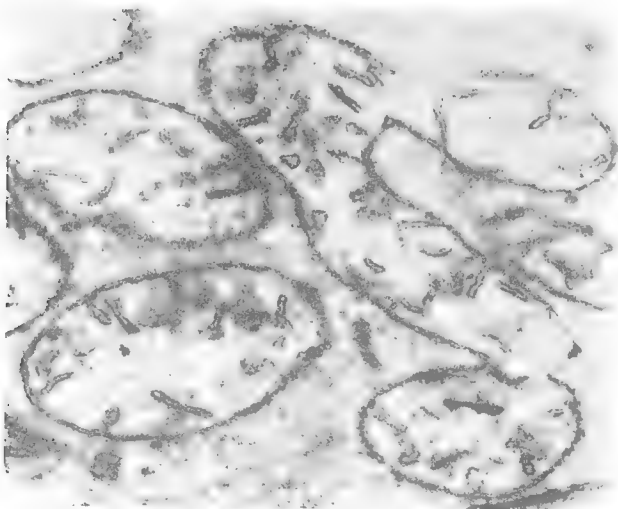
- Anderson, W.P. 1973. The mechanism of phloem translocation. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 28:63-85.
- Aronoff, S., J. Dainty, P.R. Gorham, L.M. Srivastava, and C.A. Swanson, eds. 1975. *Phloem Transport*. New York: Plenum Publishing.
- Canny, M.J.P. 1973. *Phloem Translocation*. New York: Cambridge University Press.
- Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants*. San Francisco: Freeman.
- Cronshaw, J. 1981. Phloem structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:465-484.
- Cronshaw, J., and K. Esau. 1968. P-protein in the phloem of *Cucurbita*. 1. The development of P-protein bodies. *J. Cell Biol.* 38:25-39.
- Cronshaw, J., J. Gildeg, and D. Stone. 1973. Fine structural studies of P-protein in *Cucurbita*, *Cucumis* and *Nicotiana*. *J. Ultrastruct. Res.* 45:192-205.
- Eschrich, W. 1970. Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:193-214.
- Evert, R.F. 1977. Phloem structure and histochemistry. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:199-222.
- Evert, R.F., W. Eschrich, and W. Heyser. 1978. Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays* L. *Planta* 138:279-294.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Moorby, J. 1977. Integration and regulation of translocation within the whole plant. *Symp. Soc. Exp. Bot.* 31:425-454.
- Pate, J.S., and B.E.S. Gunning. 1972. Transfer cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:173-196.
- Spanner, D.C. 1979. The electroosmotic theory of phloem transport: a final restatement. *Plant Cell Environ.* 2:107-121.
- Zimmermann, M.H., and J.A. Milburn, eds. 1975. *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 1. *Transport in Plants*. 1. Phloem Transport Berlin: Springer.

الفصل السادس عشر



التفس والتحويلات الداخلية الكيميائية

Respiration and Chemical Interconversions



(Raphanus) radish

صورة إلكترونية دقيقة لمركباتية مقطعة في علية قشرة جذر الفجل

M.A. Hayat, Kent College of New Jersey. : مبدأ من



يوجد اختلاف وتنوع كبير في المواد الكيميائية المحتملة أن تشكل مصادر للطاقة - وإذا أدخلنا في الاعتبار مثلاً العدد الهائل من المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية - فإننا نجد أن هذه المواد لا تشكل مصدراً لجهد الطاقة الكامنة أو المحتملة فقط لدفع العمليات الحيوية بل تعتبر أيضاً مواد البناء (building materials) لجسم النبات . وفي الواقع فإننا يمكن أن نلاحظ ، « وذلك على أسس التركيب العنصرى أو المادى » وجود قليل من التمييز أو الحدود بين العديد من المكونات التركيبية structural components لكائن ما وبين غذائه المحتمل . ومن ثم فإن أى مناقشات تختص بتحرير الطاقة من خلال التنفس يجب أن تأخذ في الاعتبار التحولات الداخلية لهذه المركبات العضوية - وفي داخل التفاعلات الأيضية metabolic reactions تستقر ميكانيكية أو آلية ربط أو تخزين الطاقة أو كما يقال تخزينها داخل الجزيئات packaging into molecules - وكذلك استخدام واستغلال الطاقة في التشييد البنائى لجسم النبات . وخلال عملية استغلال الطاقة تصان الأنسجة النباتية بفضل الاستخدام التفضيلى preferential utilization والتقسيم إلى فئات مستقلة compartmentalization للمواد الكيميو حيوية biochemical - وكذلك يصاب تركيب النبات بسبب التحكم في نشاط وبناء الإنزيمات .

وتمدنا المواد الكربوهيدراتية بالطاقة الميسورة والمخزنة available and stored energy - وهذه المواد الكربوهيدراتية لها الأولوية والأفضلية في الاستخدام كخامات بادئة starting material ، وتأكسد الجلوكوز والمركبات المشابهة له يترتب عليه تحرر قدر كبير من الطاقة التى تُؤسّر (يُم انتقالتها) في مركب ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات) ، والمركبات الغنية بالطاقة وفي المرافق الإنزيمى المختزل NADH reduced coenzyme (NADPH)، ولا تتحرر الطاقة المخزنة في جزيء الجلوكوز دفعة واحدة ، بل تحرر في خطوات متسلسلة من التفاعلات التى تتحكم فيها الإنزيمات .

وبجانب الطاقة تنتج هذه التفاعلات مكونات لها أهمية كبيرة جداً وحيوية للتركيب الخلوى ، ويعتمد إنتاج هذه المكونات على عوامل مختلفة ، وفي هذا الفصل سنتعرض لسلسلة التفاعلات المختلفة أو ما يسمى بالمسالك أو الممرات الأيضية metabolic pathways التى تختص بتمثيل وبناء وتحطيم أو تكسير المواد الكيميو حيوية . كذلك سنتعرض للتحولات الداخلية interconversion في تركيب المواد المؤلفة أو المنتجة للطاقة في تنفس النباتات الحية .

علاقة أيض المواد الكربوهيدراتية بالنسبة للمركبات الأخرى

Relationship of Carbohydrate Metabolism to Other Compounds

تعتبر المواد الكربوهيدراتية ذات أهمية أيضية كبيرة للنبات - لأنها تُستخدم كمواد بادئة لإنتاج جزيء ATP والقوة الاختزالية reducing power في صورة المرافق الإنزيمي، المختزل NADH أو NADPH - وتعرف سلسلة تفاعلات الأكسدة -الاختزال^(١) Oxidation-reduction reactions المسئولة عن هذه العملية باسم عام إجمالي هو التنفس respiration ويمكن تلخيص هذه العملية بالمعادلة التالية :



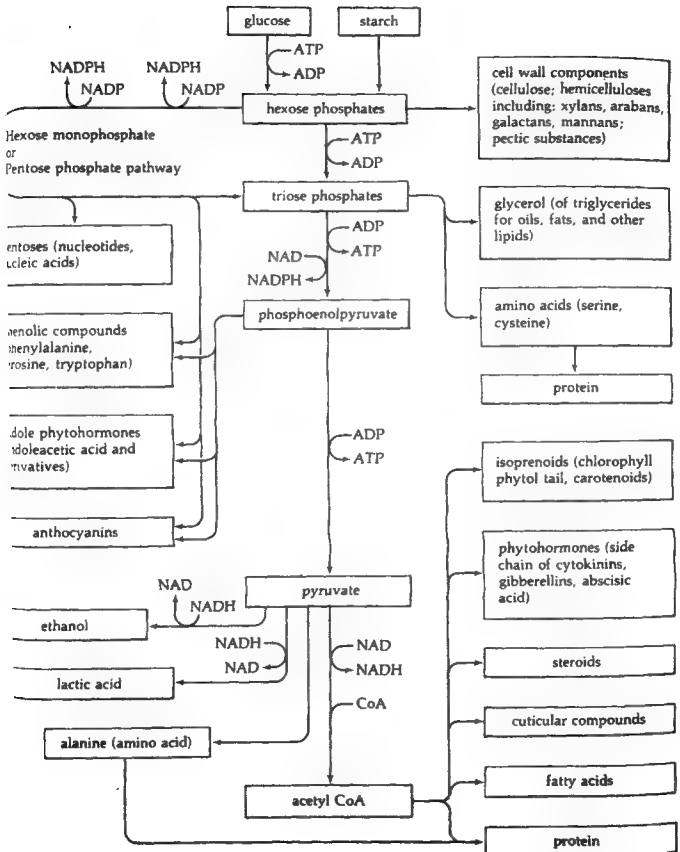
وأحد المظاهر المهمة جداً للتغيرات الجزيئية molecular changes خلال عمليات الأيض ، هو أن المواد الكربوهيدراتية لا تتحطم أو تتكسر في العادة تكسيراً كاملاً ولكنها تستخدم كأصول precursors لبناء المواد الأخرى بجانب مسلك التنفس ، وهذا يؤدي بطريق مباشر إلى بناء خامات الجدار الخلوي ، الأحماض النووية ، البروتينات ، الدهون والهرمونات النباتية والصبغات .. الخ (لاحظ شكل ١٦ - ١) . والنقطة المهمة هنا هي أن تفاعلات البناء والتفاعلات المغلة أو المنتجة للطاقة في عمليات الأيض توجد بينها وبين تفاعلات التحويلات للمواد الكيموحيوية علاقة ديناميكية . ويوضح شكل (١٦ - ١) العلاقات العامة للعديد من المنتجات النباتية .

تحرر واستغلال (استخدام) الطاقة Energy Liberation and Utilization

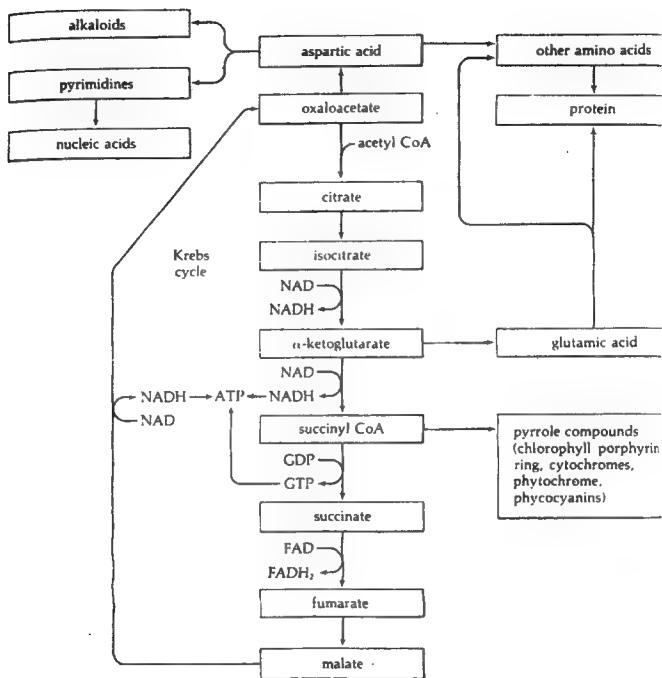
تحدث جميع تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها داخل الخلية ومن الجدير بالذكر أن الطاقة الكامنة أو المخزنة في المواد الكربوهيدراتية تستخدم لتسيير عمليات البناء للمركبات الأخرى مثل الليبيدات (الدهون) ، أي يحدث ربط بين تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها ، ولكن يجب أن نتذكر أن تفاعلات إنتاج الطاقة تحدث في حالات عديدة من غياب أو عدم وجود تفاعلات استهلاك الطاقة ، والطاقة المتحررة في مثل هذه الحالات تكون في صورة حرارة ولا بد أن يفقدها الكائن الحي ولقد منحت الطبيعة الخلية بوسيلة مؤقتة لحفظ الطاقة وهي جزيء ATP أي أدنينوزين

(١) من المعروف أنه لا توجد عملية أكسدة إلا ويصاحبها عملية اختزال

(٢) بفضل الله سبحانه وتعالى



شكل ١٦ . نظرة عامة لعلاقة المكونات الخلوية ومحصلة تفاعلات طاقة التنفس .



تابع شكل ١٦ - ١ : نظرة عامة لعلاقة المكونات الخلوية وعجلة تفاعلات طاقة التنفس .

ثلاثي الفوسفات adenosine triphosphate أى أن الطاقة المتحررة نتيجة لأكسدة المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية تستغل بسرعة في تمثيل جزيء ATP من الفوسفور الغير عضوى adenosine diphosphate ADP, (Pi) - أدينوزين. ثنائي الفوسفات ، وبذلك تستخدم الطاقة الكيميائية التي انتقلت إلى جزيء ATP لتسيير التفاعلات البنائية

ويتنتج جزيء ADP والفوسفور الغير عضوى (P_i) في هذه الحالة .

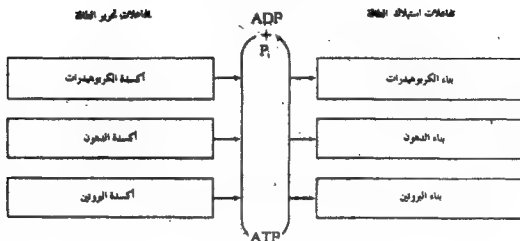
ومما سبق يتضح وجود مركب وسيط intermediate compound هو جزيء أدينوزين ثلاثي الفوسفات ATP الذى له المقدرة على استلام أو استقبال الطاقة من إحدى التفاعلات ونقل هذه الطاقة لتسيير تفاعل آخر ، ونقل الطاقة هذا يعتبر إحدى المميزات الواضحة للنظام الحى حيث أن جزيء ATP يتكون نتيجة لأكسدة العديد من المواد ويمكن أن يستعمل لتسيير تفاعلات البناء للعديد من المركبات ، وبعبارة أخرى فإن أكسدة أحد المركبات مثل الجلوكوز يقدم الطاقة عن طريق جزيء ATP لبناء المكونات الخلوية cellular materials .

وعلى النقيض من محركات الاحتراق المصنعة والتي تفقد كمية كبيرة من الطاقة على هيئة حرارة ، فإن أكسدة المواد في الخلية الحية يحدث مع فقد قدر بسيط في الطاقة ويرجع هذا إلى نظام الخلية الكفاء والفعال في نقل الطاقة عن طريق وساطة جزيء ATP^(١) ويجب أن نفهم - أن الطاقة المخزنة في أحد المكونات الحيوية قد تنقل مراراً ، بمعنى أنه في داخل نظام ديناميكى (حركى) مثل الخلية الحية فإننا قد نجد الطاقة المخزنة في الجلوكوز تنتقل مرة إلى جزيء ATP ومرة أخرى تخزن في الروابط الكيميائية لجزيء البروتين مثلاً ، ويمثل شكل (١٦ - ٢) مخطط يوضح الطريقة الدائرية التى يبنى فيها جزيء ATP ويتمحل كوسيط بين تفاعلات تحرير الطاقة وتفاعلات استهلاكها .

ومنذ عام ١٩٤٠ م اتسعت معلوماتنا للغاية عن المسالك الأيضية للتنفس ، وأظهرت النتائج التى أسست على البحوث الكيموحيوية للكائنات الحية المختلفة أن هناك بعض الشك في أن المظاهر الأساسية أو السمات الأساسية للتنفس تكون واحدة في أغلب صور الحياة (في أغلب الكائنات الحية) وهل تكون سلسلة خطوات أكسدة جزيء الجلوكوز في خلية بسيطة من خلايا الخميرة هى نفسها خطوات أكسدة الجلوكوز في إحدى أوراق شجرة الصنوبر الجبارة أو العملاقة (redwood tree) ، وفي الحقيقة توجد بعض الاختلافات ولكنها صغيرة ويمكن استبعادها من الصورة العامة للتنفس كعملية أساسية للحياة .

ومن أهم ملامح التنفس هو انطلاق الطاقة القابلة للاستعمال وسنناقش بالتفصيل

(١) عند تحويل الطاقة من صورة إلى أخرى أو تحرير الطاقة الكامنة في المركبات يحدث بها فقد في صورة متعددة والكفاءة التى يبنى عليها أى نظام للطاقة يعوق على تقليل والتخلص من هذا الفقد .



شكل ١٦ - ٢ : ملخص يوضح دورة جزء (ATP) كمركب وسيط لنقل الطاقة .

المسالك الأيضية metabolic pathways المختلفة التي تشارك في تحرير هذه الطاقة . وفي مناقشاتنا ستستعمل الكلمات الآتية وهي الأكسدة oxidation والاختزال reduction ، والأكسدة تعني إزالة الإلكترونات من المركب ، وهذه العملية ترافق وتلازم إزالة الهيدروجين في الخلية الحية . أما الاختزال - فيدل على إضافة الإلكترونات لهذا المركب وتكون هذه العملية مرتبطة بإضافة الهيدروجين .

مسلك [إمددين - مايرهوف - بارناس] ، الانحلال الجليكولي [إنشطار السكر] ، التخمر

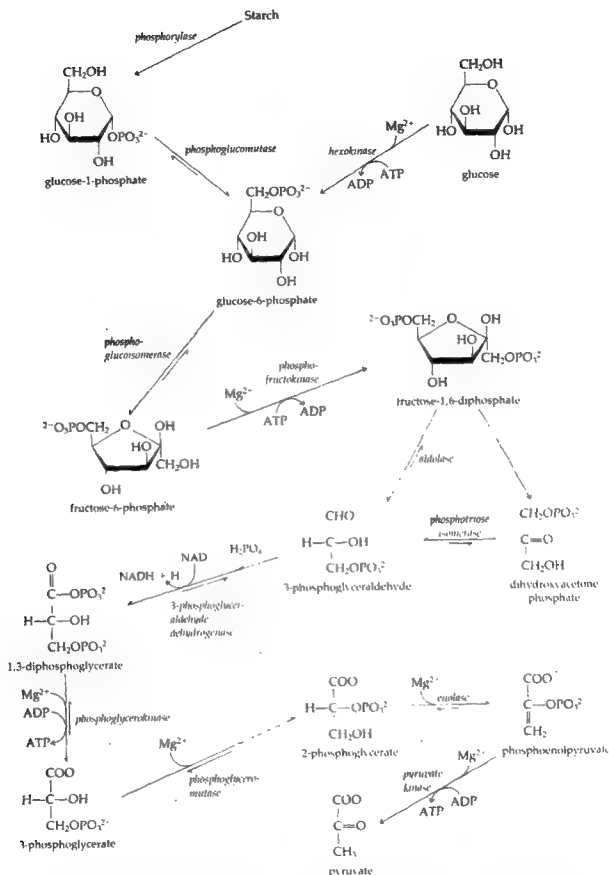
Embden-Myerhof-Parnas-Pathway, Glycolysis, Fermentation

تعتبر سلسلة التحلل الجليكولي أو المسلك الانشطاري للسكر glycolytic pathway هو أول سلسلة من التفاعلات الأيضية التي اتضحت وفهمت . ويعني اصطلاح الانحلال الجليكولي أو المسلك الانشطاري للسكر جميع التفاعلات المتسلسلة والخاصة بتحلل جزء الجلوكوز في الأنسجة المختلفة والتي تنتهي بالكحول وغاز CO_2 وتنتهي بحمض اللاكتيك ، ويطلق اصطلاح التخمر Fermentation على إنتاج الكحول من السكريات السداسية (الهكسوزات) . وحيث أن إنتاج حمض اللاكتيك والكحول ليس من خصائص النباتات الراقية ، فإن حمض البيروفاك Pyruvic acid (وهو الأصل الذي ينتج عنه كل من الكحول وحمض اللاكتيك) ، يعتبر الناتج النهائي end product

لمسلك الانحلال الجليكولى أو التفاعلات الانشطارية للسكر فى النباتات الراقية ، ويعرف كذلك المسلك من سكر الجلوكوز إلى إنتاج حمض البيروفك بمسلك امبدن - مايرهوف - بارنس - Embden- Myerhof- Parnas Pathway (EMP) - وسُمى كذلك لأن هؤلاء العلماء قد حققوا العديد من الإنزيمات والمركبات الوسيطة لهذا المسلك .

ويجب أن نلاحظ أن المركبات الوسيطة لهذا المسلك يشار إليها بأكثر من اصطلاح ، فمثلاً حمض البيروفيك Pyruvic acid ($R - COOH$) يمكن أن يكون فى الحالة المتأينة ($R - COO$) ويسمى بيروفات pyruvate ، وينطبق هذا على الأحماض العضوية الأخرى فهى إما أن تكون فى حالة حمض أو فى حالة متأينة .

ويؤدى مسلك (EMP) إلى تحويل جزئى سكر الجلوكوز إلى جزئين من حمض البيروفك (وهو مركب ثلاثى الكربون) - والانحلال الجليكولى أو مسلك (EMP) ليس تفاعلاً ذا خطوة واحدة ولكنه يتكون من سلسلة من التفاعلات المتقاربة والمتكاملة التى تؤدى فى النهاية لتكوين البيروفات ، ونقطة أخرى نود أن نؤكد عليها هو أن تفاعلات أو مسلك الانحلال الجليكولى تحدث فى السيتوبلازم ولا تحتاج إلى توفر O_2 ، وحتى نستطيع أن نستوعب تفاعلات الانحلال الجليكولى بطريقة أحسن فهماً فإننا نقسمها إلى مرحلتين كبيرتين هما : (١) إنتاج سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات Fructose 1,6- diphosphate من سكر الجلوكوز . (٢) إنشطار سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى مركبين ثلاثيا الكربون ، وهذا يؤدى بعد ذلك إلى تكوين البيروفات (لاحظ شكل ١٦ - ٣) وتحدث ثلاثة تفاعلات تدرجية (متدرجة) ، وذلك لتحويل سكر الجلوكوز إلى سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات . فحدث أولاً عملية فسفرة لسكر الجلوكوز (هكسوز) فى وجود ATP وإنزيم الهكسوكينيز hexokinase ، وينتج عن هذا التفاعل تكوين سكر الجلوكوز ٦ - فوسفات glucose-6- phosphate وجزئى ADP ، وأما التفاعل الثانى فيحفزه إنزيم الفسفوجلوكوزأيزوميريز (إنزيم من إنزيمات التشابه) phosphoglucose isomerase ويكون نتيجة هذا التفاعل تحويل سكر الجلوكوز ٦ - فوسفات إلى سكر الفركتوز ٦ - فوسفات Fructose-6-phosphate ، أى أن هذا التفاعل يحول سكر الجلوكوز وهو سكر البوز (الدهيدى) aldose sugar إلى سكر الفركتوز وهو سكر كيتونى Ketose sugar . وفى التفاعل الثالث تفسفر ذرة الكربون الأولى فى سكر الفركتوز ٦ - فوسفات فى وجود ATP وإنزيم فسفوفركتوكينيز phospho fructokinase وتكون النواتج



شكل ١٦ ٣ : مخطط لمسلك التحلل الجليكولي أو مسلك EMP . لاحظ أن المقطع *etc* ، إلخ ،

يبدل على الصورة التالية من الجزء مثلًا بيروفات = COO^- ، حمض البيرويك = $COOH$

هي تكوين سكر الفركتوز ١ ، ٦ - وثنائي الفوسفات (ADP) fructose 1,6- diphosphate . وبذلك تنتهي المرحلة الأولى من تفاعلات الانحلال الجليكولي .

وتشمل المرحلة الكبرى الثانية انشطار splitting سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائي الفوسفات إلى مركبين ثلاثي الكربون وهما فسفوجليسرالدهيد phosphoglyceraldehyde ومركب فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل dihydroxyacetone phosphate ويحفز هذا التفاعل إنزيم الدوليز Aldolase - ويتحول هذين المركبين إلى بعضهما البعض interconvertible بعملية التشابه isomeration - التي يقوم بها إنزيم فسفو ترايوز أيزوميريز phosphotriose isomerase وهذا الإنزيم يحافظ على الإتران بين هذين المركبين - فمثلاً إذا نضب مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد - فإن كميات إضافية منه تتكون عن طريق تحويل مركب فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل عن طريق تفاعل التشابه. والخطوة التالية في مسلك الانحلال الجليكولي هو تحويل مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى مركب ١ ، ٣ - ثنائي فسفوجليسيرات 1,3- diphosphoglycerate - ويتضمن هذا التفاعل إضافة الفوسفور الغير عضوى إلى ذرة الكربون الأولى في مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد واختزال المرافق الإنزيمي NAD إلى NADH ، وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوجليسرالدهيد ديهيدروجينيز (phosphoglyceraldehyde dehydrogenase) . لاحظ أن استمرار تحويل ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى المركبات الوسيطة الأخرى في المسلك يسبب نقصاً معنوياً في مستواه . لذا للحفاظ على التوازن بين المركبين ثلاثي الكربون فإن كميات مناسبة من فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل تتحول إلى ٣ - فسفوجليسرالدهيد .

وتعتبر خطوة استهلاك الفوسفور الغير عضوى عند أكسدة ٣ - فسفوجليسرالدهيد مهمة للنبات حيث أن هذه الفوسفات ستشارك فيما بعد في تكوين جزيء ATP في التفاعل التالي .

وفي وجود ADP وإنزيم فسفوجليسر كينيز phosphoglycero kinase يتحول مركب ١ ، ٣ - ثنائي الفسفو جليسيرات 1,3- diphosphoglycerat إلى ٣ - فسفوجليسيرات 3- phosphoglycerat ويتكون جزيء ATP . وتسمى عملية تكون مركب ATP عن طريق

(١) الإتران يكون في صالح الهيدروكسي أسيتون فسفات بنسبة ٩٧٪ إلى الفسفو جليسرالدهيد بنسبة ٣٪ تقريباً .

نقل مجموعة الفوسفات من أحد المركبات الوسيطة لهذه السلسلة إلى جزيء ADP باسم الفسفرة على مستوى مادة التفاعل Substrate level phosphorylation وهي تمثل الطريق الأساسي لتكوين جزيء ATP من طاقة الروابط الكيميائية تحت الظروف اللاهوائية ، وتكون هذه العملية مهمة على وجه الخصوص لعمليات التخمر .

ويتحول ٣ - فسفوجليسيرات الذى تكون فى التفاعل السابق إلى ٢ - فسفو جليسيرات phosphoglycerate 2- عن طريق نشاط إنزيم فسفوجليسروميوتيز phosphoglyceromutase - وباستبعاد عناصر الماء dihydration من مركب ٢ - فسفوجليسيرات فى وجود إنزيم إنوليز enolase - يتكون مركب فسفوإنول بيروفات phosphoenol pyruvate . بعد ذلك يتحول فسفو إنول بيروفات إلى البيروفات pyruvate . فى وجود إنزيم بيروفات كينيز pyruvate kinase وجزيء ADP ، وفى هذا التفاعل فإن شق حمض الفوسفوريك فى فسفوإنول بيروفات ينتقل إلى جزيء ADP ليتكون ATP ويعتبر هذا مثلاً ثانياً لعملية الفسفرة على مستوى مادة التفاعل السابق الإشارة إليها .

ويعتبر مسلك (EMP) والذى يسمى أحياناً بمسلك الهكسوز ثنائى الفوسفات hexose diphosphate pathway المسلك الرئيسى والأساسى الذى يتحول فيه الجلوكوز أو المركبات الوسيطة إلى البيروفات (حمض البيروفيك) ، ويتضمن هذا المسلك التحولات الداخلية للسكريات ونقل مجاميع الفوسفات والتحول النهاى للمركب واحد سداسى الكربون إلى مركبين ثلاثياً الكربون ، وهو كذلك مسلك لاهوائى anaerobic pathway يتكون فيه بعض جزيئات ATP ، NADH ، ويكون تكوين ATP عن طريق الفسفرة على مستوى مادة التفاعل - ويمكن تلخيص مسلك EMP فى المعادلة الآتية :



↓



Balanced Reaction ويكون التفاعل بعد وزنه كالآتى :

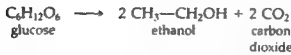


وفى المرحلة الأولى تحول الجلوكوز إلى الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات ولا يحدث كسب للطاقة ، وفى الواقع فقد استهلك جزيئان من ATP لكل فسفرة جزيئاً واحداً

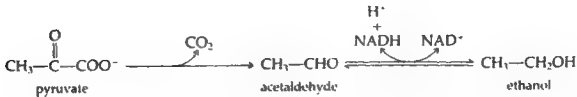
من الجلوكوز . وعلى أى حال ففي المرحلة الثانية ، أى تحول سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى البيروفات . يتكون أربع جزيئات من ATP ، إثنان لكل ترايوز انشطر من الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات . فإذا أخذنا فى الاعتبار المسلك ككل بالكامل فإن تحول جزيئاً واحداً من الجلوكوز إلى جزيئين من البيروفات يعطى جزيئين من ATP كمحصلة نهائية وجزيئين من NADPH ، وكما سنرى فيما بعد فإن إنتاج NADPH من تفاعلات الأكسدة والاختزال لمسلك الانحلال الجليكولى يعتبر ذا أهمية كبيرة للكائن الذى يتنفس لا هوائياً .

التخمير Fermentation

يمكن تمثيل التفاعل الكلى للتخمير كالاتى :



أى أن جزيء واحد من الجلوكوز يتحول إلى جزيئين من كحول الإيثيل ويتصاعد جزيئان من غاز CO₂ ، والتخمير يتكون من سلسلة متتالية من التفاعلات تحدث فى غياب O₂ ، وفى الحقيقة توجد اختلافات بسيطة جداً بين خطوات التخمير وبين مسلك الانحلال الجليكولى ، ولكن أغلب المركبات الوسيطة توجد فى كلا المسلكين ، وفى كلا المسلكين يتحول سكر الجلوكوز إلى حمض البيروفيك ، ولكن فى التخمير تتقدم التفاعلات خطوة أخرى إلى الأمام أى أن حمض البيروفيك يتحول إلى الإيثانول وغاز CO₂ أو إلى حمض اللاكتيك أو إلى أحد الأحماض العضوية الأخرى تبعاً لنوع الكائن الحى الدقيق ، لاحظ المعادلة :



والإنزيمان اللذان يحفران هاتين الخطوتين هما إنزيم الكاربوكسيليز carboxylase وإنزيم الكحول ديهيدروجينيز alcohol dehydrogenase . ولا يحدث أى كسب لجزيئات ATP فى هاتين الخطوتين لذا فإن المكسب الصافى للتخمير يكون مساوياً للانحلال الجليكولى أى جزيئان من ATP لكل جزيئاً واحداً من الجلوكوز يتخمير .

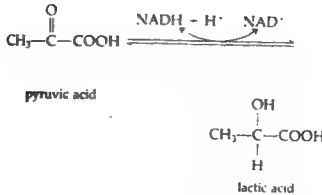
ويجب أن نتذكر أن التخمر لا يشكل عملية طبيعية في تنفس النباتات الراقية فهو يحدث فقط تحت ظروف خاصة ، لكنه يمثل الوسيلة الكبرى لإنتاج ATP في العديد من الكائنات الدقيقة المختلفة والتي تُسمى كائنات لا هوائية anaerobes ، وهذه الكائنات لها المقدرة على الحياة وتكسير المركبات العضوية في غياب O_2 ، وبعض هذه الكائنات تكون لا هوائية اضطرابية Obligate anaerobes ، أى تموت إذا تعرضت لكمية معينة من O_2 مثل بكتريا الكلوستريديم (Clostridium botulinum) والتي تسبب المرض القاتل المسمى botulism أى التسمم البوتشولينى أو التسمم السجقى أو المنبارى ، وهذا الميكروب ينتج سموماً toxins سامة للغاية للإنسان والحيوان تحت الظروف اللاهوائية . وتوجد كائنات دقيقة أخرى لا هوائية ولكن لا تعتمد على التخمر كمصدر للطاقة ، أى أنها تستغل الجزيئات الغير عضوية مثل النترات (NO_3^-) والكبريتات (SO_4^{2-}) كمستقبل للهيدروجين hydrogen acceptor بدلاً من O_2 .

وأحسن الكائنات التخمرية المعروفة هى فطرة الخميرة yeast ولقد عرف الإنسان إنتاج الكحول من تخمرات الخميرة منذ زمن طويل مضى ، ولكن لم يحدث تقدم حقيقى للتحليلات الكيموحيوية الخاصة بعملية التخمر إلا في بداية القرن العشرين حيث وجد إخوان بوخنر Buchner brothers (١٨٩٧) أن التحضيرات الخلوية الحرة cell-free preparations (المستخلصات الخلوية الحرة) لها المقدرة على تخمير الجلوكوز (لاحظ الفصل العاشر من الإنزيمات) ، وتعتبر الخميرة من الكائنات اللاهوائية اختياريًا facultative anaerobes أى لها المقدرة على أن تعيش في وجود أو غياب O_2 .

وعلى الرغم من أننا قد ذكرنا فقط تكوين الكحول وغاز CO_2 كناتج جانبية by-products لعملية التخمر ، لكن يجب أن نعرف أن هناك نواتج أخرى تنتج في عملية التخمر . فمثلاً يكون حمض اللاكتيك Lactic acid ناتج جانبي في تخمر سكر الجلوكوز بكتيريا حمض اللاكتيك Lactic acid bacteria ، وتعرف هذه العملية جيداً بتأثيراتها على اللبن ، وفي هذا التخمر يتكون حمض اللاكتيك من حمض البيروفيك بدلاً من كحول الإيثايل ، ويحفز هذا التفاعل إنزيم ديهيدروجينيز حمض اللاكتيك Lactic acid dehydrogenase ، وهذا الإنزيم مهم للغاية في تشخيص الأزمات القلبية في الإنسان ، حيث أن عضلات القلب التالفة تفرز هذا الإنزيم في تيار الدم :

وتحتوى نواتج التخمر سابقة الذكر مثل الإيثانول وحمض اللاكتيك على كمية كبيرة من الطاقة ، لكن لا يستطيع النبات أن يستفيد من هذه الطاقة الغير محررة وميسورة ،

وهذا يعتبر دليلاً على أن التنفس اللاهوائي anaerobic respiration عملية غير فعالة نسبياً . لاحظ المعادلة .



تكوين خلاات المرافق الإنزيمي - أ (أستيل كواإنزيم أ)

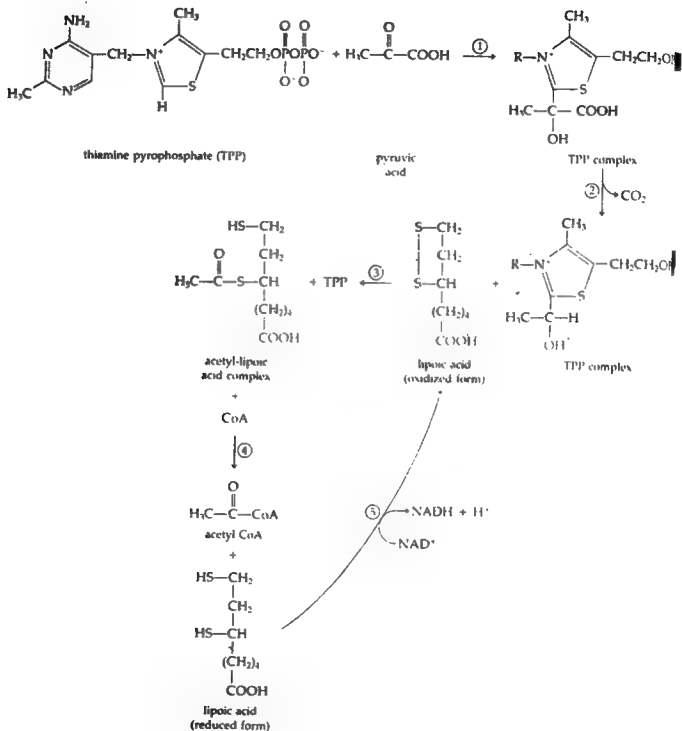
Formation of Acetyl Coenzyme A

لقد عرفنا مما سبق أن عملية تكسير الكربوهيدرات تحت الظروف اللاهوائية تنتهي بإنتاج حمض البيروفيك من خلال مسلك (EMP) . أي أن البيروفات تمثل نهاية مسلك الانحلال الجليكولي ، فإذا توفر O_2 بدرجة كافية - تحدث لحمض البيروفيك عملية أكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل (نزع الكربوكسيل التأكسدي) oxidative decarboxylation ليعطي خلاات المرافق الإنزيمي - أ acetyl coenzyme A ، وهذا التفاعل معقد جداً ، ويحتاج إلى توفر خمس عوامل أساسية على الأقل ومعقد من الإنزيمات حتى يحدث ، والخمس عوامل اللازم توافرها لنجاح تكوين خلاات المرافق الإنزيمي - أ هي : بيروفوسفات الثيامين Thiamine pyrophosphate (TPP) وأيونات المغنسيوم ، NAD ، المرافق الإنزيمي - أ (Coenzyme A) (Co-A) وحمض الليبويك Lipoic acid .

ويقترح جونسالس Gunsalus (10) حدوث أربع خطوات لتكوين خلاات المرافق الإنزيمي - أ (acetyl Co A) من البيروفات - لاحظ شكل (١٦ - ٤) .

وتتضمن الخطوة الأولى تكوين معقد من البيروفات وبيروفوسفات الثيامين (TPP) ويعقب تكوين هذا المعقد نزع مجموعة الكربوكسيل من البيروفات .

وتتضمن الخطوة الثانية تفاعل مجموعة الاستالدهيد (acetaldehyde unit) المتبقية بعد نزع مجموعة الكربوكسيل مع العامل المساعد وهو حمض الليبويك Lipoic acid -



شكل ١٦ - ٤ : خطوات تكوين خلايا المرافق الإنزيمى - ١ من حمض البيروفيك .

ليكون معقد خلايا حمض اللبويك acetyl- lipoic acid complex وفي هذا التفاعل يختزل حمض اللبويك ويتأكسد الألدهيد إلى الحمض ، وهذا الحمض المتكون يرتبط

برابطة إستركيريتية (Thioester) مع حمض الليبويك . والخطوة الثالثة تتضمن تحرر مجموعة الخلات acetyl group من حمض الليبويك وتنتقل إلى المرافق الإنزيمى - أ (Co A) ويكون ناتج هذا التفاعل هو تكوين حمض الليبويك المختزل وخلات المرافق الإنزيمى - أ .

وتتضمن الخطوة النهائية إعادة تكوين regeneration حمض الليبويك المؤكسد - عن طريق انتقال الإلكترونات من حمض الليبويك المختزل إلى المرافق الإنزيمى NAD^+ - وهذه الخطوة مهمة لأنها تمد الدورة بـ حمض الليبويك المؤكسد وذلك حتى تتكون خلات المرافق الإنزيمى - أ من البيروفات . هذا بالإضافة إلى أن زوج الإلكترونات المنقول إلى NAD^+ ليختزل إلى $NADH + H^+$ والأخير يدخل في النهاية نظام نقل الإلكترون electron transport system (سيناقش فيما بعد) ويترتب على ذلك تكوين ثلاثة جزيئات من ATP . ويمكن تلخيص الخطوات الأربع السابقة في الآتي :



وحيث أن بيروفسفات الثيامين وحمض الليبويك عادا إلى حالتها الأصلية خلال سلسلة التفاعلات ، لذا فقد استبعدا من ملخص التفاعلات السابقة .

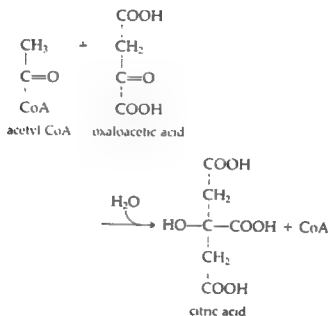
دورة كريس (دورة حمض الستريك ، دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل) [Citric acid cycle, Tricarboxylic acid cycle]

لقد عرفنا مما سبق عدم فعالية مسلك الانحلال الجليكولي والتخمر من حيث إنتاج الطاقة . وتحت الظروف الهوائية . فإن الناتج النهائى للانحلال الجليكولي وهو البيروفات والذى تحدث له عملية نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation ويؤكسد ويرتبط مع المرافق الإنزيمى - أ وبذلك تتكون خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) والتي تعتبر الوصلة الرابعة بين الانحلال الجليكولي ودورة كريس ، وسميت كذلك نسبة إلى العالم الإنجليزي البيوكيمائى Krebs - لأنه لعب دوراً كبيراً في اكتشافها ، وهى دورة دائرية يتجدد فيها تكوين أيون الأوكسالوخلات oxaloacetate ، وعن طريق دورة كريس ونظام نقل الإلكترون يتم أكسدة البيروفات أكسدة تامة إلى CO_2 ، H_2O أى أن أكسدة سكر الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2 ، H_2O ، تحدث من خلال مسلك الانحلال الجليكولي ودورة كريس ونظام نقل الألكترون - ومن خلال ارتباط دورة كريس مع

نظام نقل الإلكترون - نحصل على ٢٤ جزيئاً من ATP - لذلك فإن دورة كريس تكون فعالة جداً في تحرير الطاقة بالمقارنة بالانحلال الجليكولي أو التخمر .

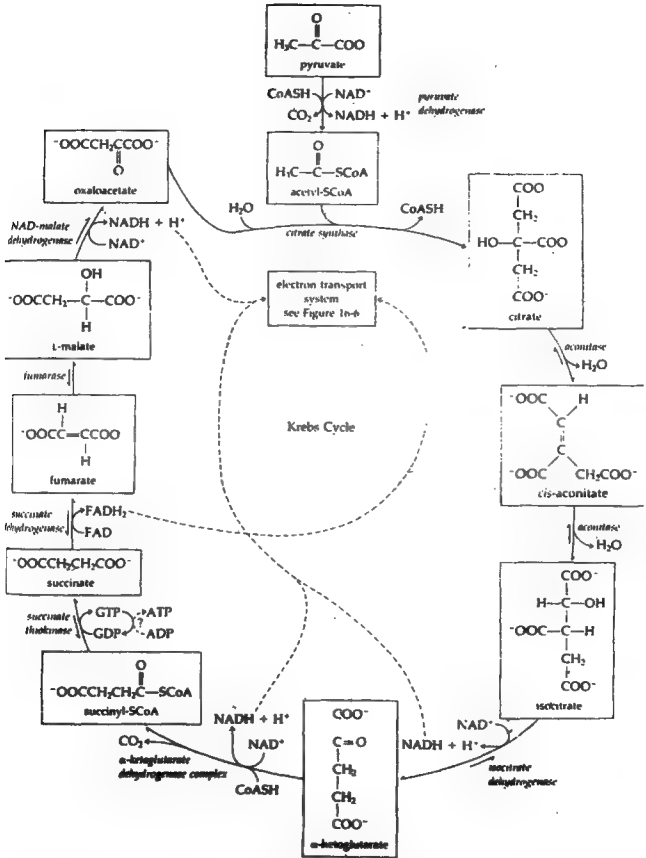
وتفاعلات دورة كريس ونظام نقل الإلكترون يحتاج إلى توفر O_2 وتحدث هذه التفاعلات في الميتوكوندريا - لاحظ شكل (١٦ - ٥) .

والتفاعل الأول في دورة كريس يتضمن تكثيف condensation خلاص المرافق الإنزيمي - أ (acetyl CoA) مع أكسالوخلات oxaloacetate ليتكون حمض الستريك citric acid - ويتحرر المرافق الإنزيمي - أ (CoA) في هذا التفاعل ، ويحفز هذه الخطوة إنزيم التكثيف (condensing enzyme) ، وفي هذا التفاعل يتم تحويل حمض رباعي الكربون ثنائي مجموعة الكربوكسيل إلى حمض سداسي الكربون ثلاثي مجموعة الكربوكسيل .



ومن خلال سلسلة من التفاعلات - تشمل أربع خطوات تأكسدية وتستعمل فيها ثلاثة جزيئات من الماء (يستعمل جزيء واحد من الثلاثة في تفاعل التكثيف) ، وفي هذه السلسلة يتجدد تكوين حمض أو كسالوخلات من حمض الستريك . وفي خلال هذه التفاعلات يتحرر جزيئان من CO_2 وثماني ذرات من الهيدروجين . لاحظ شكل (١٦ - ٥) . ويجب أن نلاحظ أن أحماض دورة كريس تكون موجودة على الصورة (الحالة) الأيونية ($R-\text{COO}^-$) لذلك تُسمى سترات ، أو كسالوخلات .. وهكذا .

والتفاعل الأول في تفاعلات تجديد الأوكسالوخلات من حمض الستريك يشمل نزع



شكل ١٦ - ٥ : دورة كريبس أو دورة حمض الستريك أو دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل - لاحظ أن FADH_2 ، NADH تؤكسد كجزء من نظام انتقال الإلكترون (ETS) يعطي ثلاثة جزيئات من ATP بينما يعطي كل جزيء من FADH_2 جزيئين فقط من ATP . جميع تفاعلات دورة كريبس تبدأ من تكوين السترات من أوكسالوخلات وخلات المرافق الإنزيمي أ - تحدث في الميتوكوندريا الخاصة بجميع الخلايا ذات النواة الحلقية

الماء dehydration من السترات citrate ليتكون سس اكونيتات cis-aconitate .

والتفاعل الثاني يتضمن إدخال الماء إلى سس اكونيتات لتتكون أيزوسترات (حمض الستريك المشابه) isocitrate وفي وجود إنزيم أيزوسترات ديهيدروجينيز (isocitrate dehydrogenase) والمرافق الإنزيمي NAD^+ . تتحول أيزوسترات إلى الفاكيتوجلوتارات - ketoglutarate وهذه هي الخطوة التأكسدية الأولى في دورة كريس وفيها يزال زوج من الإلكترونات وزوج من أيونات الهيدروجين من الأيزوسترات إلى المرافق NAD^+ الذي يتحول إلى $NADH + H^+$ ، ويعتبر الألفا-كيتوجلوتارات مركبا أساسيا ورئيسيا لا غنى عنه لأبيض النبات - لأنه يلعب دوراً في أبيض الكربوهيدرات والدهون ، وكذلك في بقاء وتكثير الأحماض الأمينية .

ويمكن تشبيه أكسدة الفا - كيتوجلوتارات بأكسدة البيروفات - أى أن الفا-كيتوجلوتارات يحدث لها أولاً نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation وهذه الخطوة تحتاج لوجود بيروفسفات الثيامين (TPP) - والسكسينيك سيمي الدهيد Succinic semialdehyde المتكون يرتبط على صورة معقد مع حمض الليبويك، المؤكسد oxidized leipoic acid بعد ذلك ينتقل شطر السكسينيل succinyl moiety من هذا المعقد إلى المرافق الإنزيمي - أ (CoA) مكوناً بذلك سكسينيل المرافق الإنزيمي - أ succinyl Co A . وفي نفس الوقت يُختزل حمض الليبويك أى يتكون الليبويك المختزل reduced lipoic acid .

ملحوظة : (S Co A -) تدل على ارتباط المركب بذرة الكبريت الخاصة بالمرافق الإنزيمي - أ . وحمض الليبويك المختزل يعاد أكسدته بالمرافق NAD^+ والذي في آن واحد يختزل إلى $NADH + H^+$ ، ومعقد الإنزيمات التي تحفز هذه السلسلة من التفاعلات تعرف باسم إجمالى هو الفاكيتوجلوتاريك ديهيدروجينيز α - ketoglutaric dehydrogenase ، ويعتبر هذا التفاعل هو التفاعل الثاني في دورة كريس .

والطاقة المخزنة في رابط الثيوإستر thioester وسكسينيل المرافق الإنزيمي - أ succinyl Co A تتحرر في التفاعل التالى لتكون رابطة بيروفسفات غنية بالطاقة . أى في وجود جوانوزين، ثنائى الفوسفات guanosine diphosphate (GDP) والفوسفور الغير عضوى (P_i) يتحول سكسينيل المرافق الإنزيمي - أ إلى السكسينات succinate وفي نفس الوقت

يتحول (GDP) إلى (GTP) جوانوزين ثلاثي الفوسفات guanosine triphosphate .

أما خطوة أكسدة السكسينات succinate إلى الفيومارات fumarate تعتبر خطوة شيقة - حيث أنها الخطوة التأكسدية الوحيدة في دورة كربس التي لا يستخدم فيها مرافقات نيوكليوتيد الريدن pyridine nucleotide أى $(NAD^+ , NADP^+)$ ، وفي هذه الخطوة يتم أكسدة السكسينات (نزع الهيدروجين) عن طريق إنزيم فرى - فلافوبروتين سكسينات ديهيدروجينيز Ferriflavo protein succinate dehydrogenase ، وفي هذا التفاعل يزاح زوج من الإلكترونات وزوج من ذرات الهيدروجين من السكسينات ، ويستعملون لاختزال مجموعة الفلافين المرتبطة Flavin prosthetic group وهي فلافين أدنين ثنائي النيوكليوتيد Flavin adenine dinucleotide (FAD) الخاصة بإنزيم سكسينات ديهيدروجينيز succinate dehydrogenase وتعتبر أكسدة السكسينات هي الخطوة التأكسدية الثالثة في دورة كربس ، ونواتج تفاعلها هي الفيومارات - التي تحدث لها إضافة عناصر الماء hydration في وجود إنزيم الفيوماريز fumarase ليعطى المالات malate .

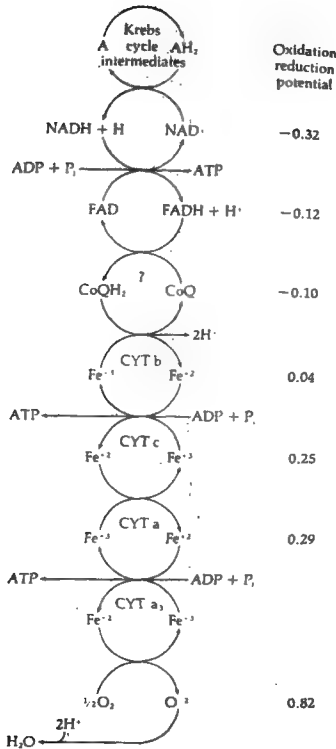
وفي الخطوة التأكسدية الرابعة لدورة كربس تتحول المالات إلى أوكسالوخلات oxaloacetate في وجود إنزيم NAD- malate ديهيدروجينيز dehydrogenase - وفي هذه العملية يختزل NAD^+ إلى $NADH + H^+$ وهكذا يتم تجديد أوكسالوخلات وتم الدورة .

وخلال الخطوات التأكسدية الأربعة للدورة تزال أربعة أزواج من أيونات الهيدروجين وأربعة أزواج من الإلكترونات من المركبات الوسطية للدورة ، وثلاثة أزواج من هذه الأربعة يستخدمون لاختزال مرافقات نيوكليوتيد الريدن pyridine nucleotides . أما الزوج المتبقى من كل من الهيدروجين والإلكترون فيستعمل لاختزال المجموعة المرتبطة لإنزيم سكسينيك ديهيدروجينيز وهي FAD- Flavin adenine dinucleotide ، وتعتبر هذه المرافقات المختزلة ($NADH , FADH$) قوة اختزالية (reducing power) تستغل لإنتاج ATP من خلال تفاعلات الأكسدة - الاختزال (أخسدة) لنظام نقل الإلكترون (ETS) electron transport system وفي وجود O_2 . ومن الجدير بالذكر أن نظام انتقال أو نقل الإلكترون يرتبط ارتباطاً خاصاً مع أغشية الميتوكوندريا ودورة كربس .

نظام نقل الإلكترون والفسفرة Electron Transport System and Phosphorylation

من المهم جداً لحياة الكائنات الهوائية aerobic organisms أن ترتبط الإنزيمات والنواتج المختزلة لدورة كربس مع نظام نقل الإلكترون ومن خلال هذا الارتباط يعاد أكسدة المرافقات الإنزيمية المختزلة مثل FADH , NADH ونادراً NADPH ، وتستغل الطاقة المتحررة عن هذه الأكسدة في تخليق جزيئات ATP ، ويتم هذا التخليق عن طريق سريان flow الإلكترون خلال نظام نقل الإلكترون (ETS) مع استعمال O_2 كمستقبل نهائي أو ختامي terminal acceptor ، وتسمى هذه العملية بالفسفرة التأكسدية $\text{oxidative phosphorylation}$. لاحظ شكل (١٦ - ٤) ، (١٦ - ٥) - ومن الجدير بالذكر أن هذه العملية تحدث في الميتوكوندريا .

وخلاصة القول أن نظام نقل الإلكترون يتكون من سلسلة من الحوامل carriers مثل FAD (Flavin nucleotid) ، NAD وأحياناً FMN) ، Co Q المرافق الإنزيمي - كيو ، والسيتوكرومات cytochromes وهي عديدة $[\text{Cyt } b, c, a \text{ and } a_3]$ ، ويبدو كذلك أن هناك بروتينات متأينة ولكنها لا تحتوي على مجموعة الهيم أي بروتينات متأينة غير هيمية $\text{non-heme ion protein}$ تشترك في نظام نقل الإلكترون ولكن دور هذه البروتينات غير معروف بالضبط . ومن أهم ملاحظ نظام نقل الإلكترون أن كل خطوة من خطوات هذا النظام تقل في مستوى طاقتها عن الخطوة السابقة لها . لاحظ شكل (١٦ - ٦) أي أن الحوامل تعمل في اتجاه الميل إلى زيادة الاختزال ($\text{reducing potential}$) يصير باستمرار في الاتجاه الموجب من NADH حتى سيتوكروم a_3 ($\text{cytochrome } a_3$) - أي أن الإلكترون يسرى من مستوى عال للطاقة إلى مستوى أقل من الطاقة أي أن في كل خطوة من خطوات النظام تقل طاقة الإلكترون عن الخطوة السابقة ، وينتقل فرق الطاقة المرتب على هذه النقلة إلى رابطة الفوسفور عن طريق تحويل مركب ADP إلى ATP - لاحظ في شكل (١٦ - ٦) أن أيونات الهيدروجين تتحرر في حالة أكسدة المرافق الإنزيمي - كيو المختزل $\text{reduced coenzyme-Q}$ - وتلعب أيونات الهيدروجين المتحررة هذه دوراً مهماً في إنتاج ATP وتمر الإلكترونات في اتجاه سلسلة السيتوكرومات ، ويعتقد بعض الباحثين أن مشاركة Co-Q في المسلك الأساسي لنظام نقل الإلكترون لم ينل القسط الكافي من الدلائل والبراهين ، وعلى أي حال فإن وجود المرافق الإنزيمي - كيو Co-Q في ميتوكوندريا النباتات الراقية ومقدرته على أكسدة $(\text{FADH} + \text{H}^+)$ وعلى إعادة أكسدة سيتوكروم ب $(\text{Cyt } b)$ تعتبر دليلاً قوياً على مشاركة Co-Q في نظام نقل الإلكترون (٩) . ومن شكل (١٦ - ٦) يتضح لنا أن كل



شكل ١٦ - ٦ : نظام نقل الإلكترون أبرزت قيمة جهد الأكسدة والاختزال ليوضح القوة الاختزالية النسبية لكل مركب في النظام من بداية NADH حتى O_2 الجزيئي .

زوج من الإلكترونات يمر في نظام نقل الإلكترون يترتب عليه تكوين ثلاثة جزيئات من ATP ، ويحدث تخليق جزيئات ATP ، عند أكسدة NADH وعند أكسدة سيتوكروم ب (Cyt b) وعند أكسدة سيتوكروم أ (Cyt a) ، وعند أقل خطوات نقل الإلكترون طاقة يمر الإلكترون من سيتوكروم (Cyt a₃) إلى O₂ وبذلك ينشط الأوكسجين ويستقبل أيونات الهيدروجين الحرة ليكون الماء .

وإذا أخذنا الآن في الاعتبار التكسير الكامل لجزيء واحد من الجلوكوز - أولاً - إلى جزيئين من حمض البيروفيك عن طريق مسلك (EMP) ثم إلى جزيئين من خلاات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co A) ، ثم بعد ذلك من خلال دورة كريس إلى H₂O و CO₂ والتي يلزم لحدوثها توفر O₂ إلى CO₂.H₂O ن نجد أننا من الممكن أن نحصل على ثلاثين جزيئاً من ATP ، وإذا فحصنا خطوات التنفس الكلى الهوائى (مسلك EMP ودورة كريس) . نجد أن مسلك (EMP) . لاحظ شكل (١٦ - ٣) . يُغل أو ينتج جزيئين من ATP وجزيئين من NADH عن طريق الفسفرة المباشرة على مستوى مادة التفاعل - ويلاحظ أن هذه الكمية قد حُسبت على أساس جزيء واحد من كل من NADH, ATP لكل جزيء واحد من حمض البيروفيك يعطى جزيئاً واحداً من خلاات المرافق الإنزيمى - أ يدخل دورة كريس .

ويوجد أيضاً جزيئان من ATP يدخلان مسلك الانحلال الجليكولى (EMP) نتجت من مواد التفاعل وبذلك نضيف إلى الرصيد هذين الجزيئين .

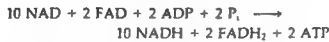
وتنتج جزيئات NADH من تحول ٣ - فسفوجليسر الدهيد 3-phosphoglyceraldehyde إلى ١ ، ٣ - ثنائى فسفو جليسيرات 1,3 diphosphoglycerate كذلك ينتج جزيئاً من GTP جوانوزين ثلاثى الفوسفات guanosine triphosphate خلال دورة كريس ، وذلك عن طريق تحويل سكسينيل المرافق الإنزيمى - أ (succinyl Co A) إلى حمض السكسينيك - ويحدث نقل مجموعة الفوسفات على الأرجح من GTP إلى ADP (أدينوزين ثنائى الفوسفات) ، وبذلك يتكون ATP :



وينتج جزيئان من NADH نتيجة لتحويل جزيئين من البيروفات إلى جزيئين من خلاات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co-A) ، كذلك ينتج جزيئان من FAD H₂ فى البورة ، ويوضح جدول (١٦ - ١) تلخيصاً لإنتاج ATP ، والمراققات الإنزيمية المختلفة .

ومن الجدير بالذكر أن كميات قليلة من ATP تنتج كنتيجة مباشرة لتفاعلات

الدورة - ولكن في وجود O_2 الذى يعمل كمستقبل نهائى أو ختامى للإلكترونات في نظام نقل الإلكترونات ، فإن كل المرافقات الإنزيمية المختزلة $FADH$, $NADH$ والمنتجة في دورة كريبس تدخل نظام نقل الإلكترونات - معطية بذلك القوة الاختزالية لتشجيع سريان الإلكترونات وإنتاج ATP من ADP والفوسفور الغير عضوى ، ويعطى كل جزيء من $NADH$ ثلاثة جزيئات من ATP ، بينما يعطى جزيء من $FADH$ جزيئان فقط من ATP ، ويمكن تلخيص هذه التفاعلات كالآتي :



جدول ١٦ - ١ : علاقات الطاقة الكلية لمسلك EMP ودورة كريبس لأكسدة جزيء واحد من الجلوكوز أكسدة تامة في وجود O_2 .

المسلك	$NADH$ (3 ATP)	$FADH$ (2 ATP)	ATP	الكمية الكلية لـ ATP
EMP	2 (6)	0	2	8
من جسر البروفونات إلى				
حالات المراحل الإنزيمية - ١	2 (6)	0	0	6
دورة كريبس	6 (18)	2 (4)	2	24
الناجح الكلي لـ ATP	$10 \times 3 = 30$	$2 \times 2 = 4$	4	38 ATP

وإذا سلمنا بأن كمية الطاقة الناتجة من مولاً واحداً من ATP تساوى ١٠٠٠٠ كالورى - وأن كمية الطاقة المتولدة من مول واحد من الجلوكوز تساوى ٣٨٠٠٠٠ كالورى عن طريق التنفس - ولكن كما هو معروف فإن المول الواحد من الجلوكوز يعطى طاقة قدرها ٦٧٣,٠٠٠ كالورى وذلك في التقديرات العملية - وعلى أى حال ، فإن الطاقة الفعلية المتاحة من جزيء واحد من ATP تبلغ فقط ٧٠٠٠ كالورى (يحدث فقد للطاقة على هيئة حرارة) - وليس ١٠,٠٠٠ - وعلى هذا الأساس فإن الطاقة الفعلية لكل مول واحد من الجلوكوز عن طريق التنفس الهوائى تبلغ ٢٦٦,٠٠٠ كالورى ، وإذا قسمنا هذا الرقم على كمية الطاقة المنتجة من احتراق مول واحد من الجلوكوز تحت الظروف العملية وهى ٦٧٣,٠٠٠ كالورى ، فإننا نحصل على كفاءة مقدارها ٤٠٪ للتنفس الهوائى ، وبذلك نستخلص أن الكائنات التى تنفس تنفساً هوائياً تكون فعالة في استغلال الطاقة الكيميائية المخزنة في الروابط الكيميائية ، وعلى العكس من

ذلك في التخمر الذى ينتج كمية قليلة من ATP والذى يدل على الكفاءة المنخفضة لعملية التنفس اللاهوائى .

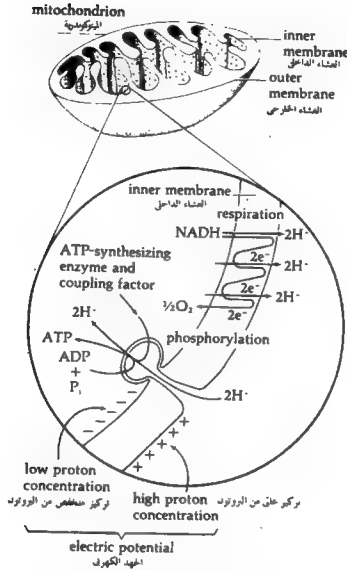
الفسفرة التأكسدية - النظرية الأزموكيمائية

Oxidative Phosphorylation — The Chemiosmotic Theory

يعتبر نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP المرتبط بهذا النظام من الحقائق الثابتة ، واحترار العلماء لفترة من الوقت لتفسير الميكانيكية الدقيقة هذه الرابطة بين نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP ، واقترحت لتفسير ذلك عدة ميكانيكيات مثل النظرية الأزموكيمائية ، والنظرية الكيميائية ونظرية التغير في التكوين أو الشكل (conformational hypothesis) - ووصفت هذه النظريات لتفسير كيف ينشط نظام نقل الإلكترون الميتوكوندريا ويؤثر على ميكانيكية انتقال الطاقة لتكوين جزيئات ATP .

واقترح ميتشل Mitchell (18) نظرية الربط الأزموكيمائية ، وقد لاقت هذه النظرية قبولاً واستحساناً عامين ، وذلك لتفسير عملية تكوين ATP في كل من البلاستيدات الخضراء (الفسفرة الضوء تمثيلية) والميتوكوندريا (الفسفرة التأكسدية) . وأسست هذه النظرية على أساس أن الميتوكوندريا النشطة تحرر أيونات الهيدروجين H^+ إلى الجزء الخارجى من الغشاء ، ويشكل هذا التحرر لأيونات الهيدروجين القوة الحادثة لإزاحة البروتون الآتى من سريان الإلكترونات خلال نظام نقل الإلكترون ويكون من نتيجة تراكم أيونات الهيدروجين على الجزء الخارجى من الغشاء تولد تدرج في تركيز أيونات الهيدروجين يبدأ من الجزء الداخلى من الغشاء ويتدرج في الازدياد في التركيز باتجاه الجزء الخارجى من الغشاء (راجع الفسفرة الضوئية) ، ويمثل أو يشكل تدرج تركيز أيونات الهيدروجين عبر أغشية الميتوكوندريا الطاقة الكامنة أو طاقة الجهد potential energy اللازمة لتكوين جزيء ATP (18) .

وتوجد عدة تفسيرات عن كيفية تكوين ATP عندما تعاود أيونات الهيدروجين H^+ دخولها إلى الميتوكوندريا . وأحد هذه التفسيرات يقول أن أيونات الهيدروجين H^+ تتحرك من خلال قنوات channels تنتهى بعقد Knobs على سطح الغشاء لاحظ شكل (١٦ - ٧) وعند سريان أيونات الهيدروجين H^+ من الجزء الخارجى للغشاء إلى الجزء الداخلى ماراً خلال القنوات والعقد تتولد الطاقة اللازمة لنشاط الإنزيم المحفز لتخليق ATP وإزالة الماء وهو إنزيم ATP ase (إنزيم أدينوزين تراهي فوسفاتيز) . وأحد التفسيرات الأخرى تقول أنه أثناء مرور أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات ترتبط



شكل ١٦ - ٧ : الميتوكوندريّة والتفسير الأزموميّ لتكوين جزيء ATP .

مبدئياً مع إنزيم ATP ase لتعطى فوسفات نشطة تكون لها المقدرة على التفاعل مع ADP - كذلك من الممكن أيضاً أن تُنشط حركة انتقال أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات إنزيم ATPase اللازم لتمثيل ATP .

والتحور الكبير الذى طرأ على نظرية Mitchell الأصلية هو الاقتراح القائل أن هناك جهد كهربي يتولد عبر الأغشية نتيجة لإزاحة كاتيون الهيدروجين H^+ أو أحد الكاتيونات الأخرى . ومن الجدير بالذكر أن المرافق الإنزيمى المختزل NADH (نيكليوتيد البيرودين) يعطى زوجاً من الإلكترونات يتحرك دخولاً وخروجاً عبر أغشية الميتوكوندريا لثلاث مرات متتلاً من حامل إلى آخر فى نظام نقل الإلكترون وفى

النهاية يختزل هذا الزوج من الإلكترونات الأوكسجين ويتكون الماء ، وعندما يتحرك الإلكترون من الجزء الخارجى للغشاء فى كل مرة من الثلاث مرات السابق الإشارة إليهم فإن فرق الشحنة يسبب رحيل البروتونات فى نفس الاتجاه وينتج عن ذلك تدرج التركيز الخاص بأيونات الهيدروجين الذى يكون عالياً فى الجزء الخارجى ويقل فى اتجاه الجزء الداخلى من الغشاء .

وتسبب البروتونات المتممة أو المتراكمة على هيئة طبقات حركة البروتونات خلال قنوات الانتشار إلى داخل العقد - حيث فى داخلها يعطى الإلكترون الطاقة اللازمة لإحداث تفاعل $P_i + ADP$ وبذلك يتكون جزيء ATP ، وهذا التفاعل كما سبق القول يحفزه إنزيم ATPase ، والذى يعرف عادة باسم العامل الرابط أو عامل الربط .

وعلى الرغم من أن هذه النظرية ينقصها إيضاح بعض التفاصيل لكنها تلقت دعماً من حيث سريان أيونات الهيدروجين H^+ ووجود الجهد الكهربى عبر أغشية الميتوكوندريا أثناء عمل نظام نقل الإلكترون ، كذلك توضح هذه النظرية طريقة عمل مركب داي نيترو فينول dinitrophenol وهو أحد العوامل الفاصلة uncouplers أى يفصل نظام نقل الإلكترون عن الفسفرة التأكسدية ، وتفسير ذلك تبعاً لنظرية ميتشل Mitchell أن الفينول المتأين من الممكن أن « يكسب » البروتونات من على الجزء الخارجى أو السطح الخارجى لغشاء الميتوكوندريا وبذلك يعترض سريان الإلكترونات اللازمة لنقل الطاقة وتكوين جزيء ATP .

التنفس المقاوم للسيانيد - المسلك البديل

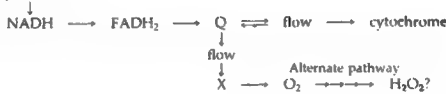
Cyanide- Resistant Respiration, The Alternative Pathway

يبدو أن التنفس المقاوم لفعل السيانيد منتشر فى أنسجة النباتات الراقية ، وتبعاً لذلك فإن الميتوكوندريا الخاصة بمثل هذه الأنسجة تكون مقاومة لفعل السيانيد (20, 12) . وترجع هذه المقاومة إلى نقطة تفرع branching point فى نظام نقل الإلكترون (ETS) تسبق حوامل السيتوكرومات والتي من خواصها (السيتوكرومات) أنها حساسة جداً لفعل السيانيد . وفى الأنسجة النباتية التى تنقصها هذه النقطة المتفرعة أو المسلك البديل alternate pathway . فإن السيانيد يحجز أو يوقف نشاط السيتوكرومات ويثبط مريان الإلكترون ، وبذلك يقف نظام نقل الإلكترون بالكامل . كذلك فإن السيانيد يوقف أكسدة المواد المرتبطة بالمرافق NAD-linked substrates NAD- ، وبذلك يثبط دورة كريس

وعلى الرغم من أن الباحثين لا يعرفون طبيعة نقطة التفرع هذه بالضبط ، لكنهم يعتقدون أنها تقع قبل السيوكروومات ب cytochromes b ، وحسباً أو تخميناً تقع قرب الكوينونات quinones .

ولقد نشر بندل وبونر Bendall & Bonner تقريراً (5) يفيد وجود ما أسماه إنزيم الأوكسيديز البديل والمقاوم للسيانيد alternate cyanide- resistant oxidase كجزء من المسلك البديل alternate pathway - هذا بالإضافة إلى ارتباط هذا المسلك البديل بالعديد من المركبات التي لم يتحقق من تركيبها الكيميائي بالضبط مثل الفلافوبروتينات succinic aciddehydrogenase, NADH- ubiquinone reductase, flavoproteins هذا بالإضافة إلى أن الباحثين قد افترضوا أن ubiquinone هو الجزء المحوري عند نقطة التفرع - هذا على الأرجح - وأن الفلافوبروتينات هي أول مركب في هذا المسلك البديل .

Krebs cycle substrates



وعندما يعمل المسلك البديل . فإن أكسدة السكسينات والمواد الأخرى المرتبطة بالمرافق الإنزيمى NAD - تبدو أنها مقاومة للسيانيد - أى أن المكان الأول لإنتاج ATP (لاحظ شكل ١٦ - ٦) يعمل أو فعال ، وبذلك تستمر عملية الفسفرة جزئياً طالما كانت الالكترونات تسري خلال هذا المسلك إلى O_2 (20) |

ويلاحظ أن هناك تضارباً في الآراء - بمعنى هل هذا المسلك البديل مرتبط في حد ذاته بالفسفرة أم لا ؟

ويمكن أن نتساءل ماهى الأهمية الفسيولوجية لهذا المسلك ؟ وأحد الآراء يقول أن هذا المسلك البديل له أهمية في حالة التنفس الحرج أو ذروة التنفس respiratory climatic أثناء نضج الثمار - ويؤدي هذا المسلك إلى إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين (H_2O_2) (19) والذي يؤدي إلى زيادة الأكسدة وتحطيم الأغشية (8) - وهى عمليات لازمة لنضج الثمار .

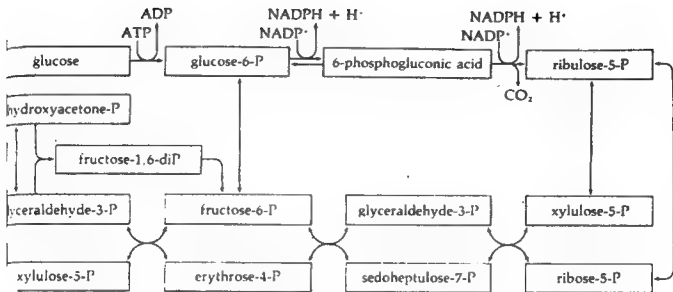
وأشار سولوموس Solomos في استعراضه لهذا الموضوع (20) إن غاز الإثيلين ethylene

يعمل على إنحياز المسلك البديل ، كذلك فإن البيروكسيدات تكون ضرورية لنشاط إنزيم البيروكسيداز peroxidase اللازم لتمثيل غاز الإيثيلين .

ويوجد تفسير شيق للدور الممكن الذى يلعبه المسلك البديل ، ويقول هذا التفسير أن هذا المسلك قد يمثل وسيلة لاستمرار أكسدة NADH واستمرار عمل دورة كربس - وبالرغم من أنه لا يحدث تصريف كاف لل ATP كما أنه ربما في التركيزات العالية يحدث تثبيطاً لدورة كربس من خلال توقف تدفق الإلكترون . وبالنظر إلى أهمية المركبات الوسيطة لدورة كربس في أنها تشكل أصول المكونات الخلوية . فإن الاحتياج إلى ميكانيكية ملائمة لبناء الدورة الفعالة (العاملة) عن طريق أكسدة NADH وتجهيد NAD^+ حتى ولو كان محصول الطاقة منخفضاً - فإن التفسير السابق لأهمية المسلك البديل يعتبر معقولاً ومقبولاً .

تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات Hexose Monophosphate Shunt

تسمى تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات (HMS) أيضاً باسم دورة فوسفات البنتوز pentose phosphate cycle أو باسم مسلك الأكسدة المباشرة direct oxidation pathway ، وهو مسلك آخر يوجد في العديد من الكائنات ، وهذا المسلك يحدث في السيتوبلازم ويحتاج إلى توفر O_2 لعمله الكامل (لاحظ شكل ١٦ - ٨) وفي هذا المسلك يتكون المرافق المختزل (NADP) الذى يشارك في تكوين حمض ٦ - فسفوجلوكونيك 6-phosphogluconic acid وسكر الريبولوز ٥ - فوسفات ribulose-5- p - وإذا تأكسد جزئ واحد من الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2 , H_2O في هذا المسلك الدائرى (ست دورات لهذا المسلك حتى يتأكسد الجلوكوز) يتكون إثنا عشر جزيئاً من المرافقات الإنزيمية المختزلة (NADPH) - وفي وجود الإنزيم Transhydrogenase (الإنزيم الناقل للهيدروجين) - فإن الهيدروجين الخاص بالمرافق NADPH ينتقل إلى NAD فيتكون NADH وبذلك يتكون في هذه الدورة ٣٦ جزيئات من ATP (كل جزئ NADH يخلق ٣ جزيئات من ATP جدول ١٦ - ١) لكل جزئ من الجلوكوز . أى أن فعالية مسلك الهكسوز أحادى الفوسفات في أسر الطاقة المتحررة من أكسدة الجلوكوز تكون مثل فعالية مسلك الانحلال الجليكولى ودورة كربس . وبالإضافة إلى فعالية الطاقة السابق الإشارة إليها . فإن أهمية هذا المسلك في الكائن الحى in vivo تكون مضاعفة للأسباب الآتية : أولاً : تعتبر تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات الوسيلة الكبرى أو العظمى في الخلية لإنتاج المرافق المختزل



شكل ١٩ - ٨ : تحويل الهكسوز أحادى الفوسفات .

والتخليق ، ثانياً : هو المسلك الأكبر أو الأعظم لإنتاج سكر الريبوز ribose وسكر دى أوكسى ريبوز deoxyribose وهما سكران لازمان لبناء الأحماض النووية .

بالتأكيد ينتج NADPH خلال التفاعلات الضوئية لعملية التمثيل الضوئي في البلاستيدات الخضراء ، إلا أنه يستعمل بطريقة مباشرة في إختزال CO₂ ، وبالمثل تحدث عملية مشابهة في السيتوبلازم خلال دورة البنتوزفسفات في إنتاج سكريات وسطية . وبإلقاء نظرة فاحصة على النواتج الوسيطة لتحويل الهكسوز أحادى الفوسفات يتضح لنا مدى الإمكانات المتاحة لدخول العديد من المركبات الوسيطة لتثبيت CO₂ في عملية التمثيل الضوئي دخولاً مباشراً على التحويل ، وعلى وجه الخصوص الميكانيكية أو الآلية الخاصة ببداية المسلك عن طريق تحويل سكر جلوكوز - ٦ - فوسفات glucose-6-phosphate إلى حمض ٦ - فسفو جلوكونيك 6-phosphogluconic acid - لاحظ أماكن تكوين NADPH ، مع العلم أن في كل دورة من هذا المسلك ينتج جزيئان من NADPH ، هذا بالإضافة إلى سكر الإريثروز - ٤ - فوسفات erythrose-4-p الذى يعتبر الأصل للعديد من الأحماض الأمينية العطرية . (الأروماتية) مثل الفينيل ألانين ، تيروسين ، تربوفان . هذا ويعتبر التربوفان هو أصل أندول حمض الخليك (IAA) ، وهو الهرمون الأساسى ذو النشاط الأكسينى، في النبات .

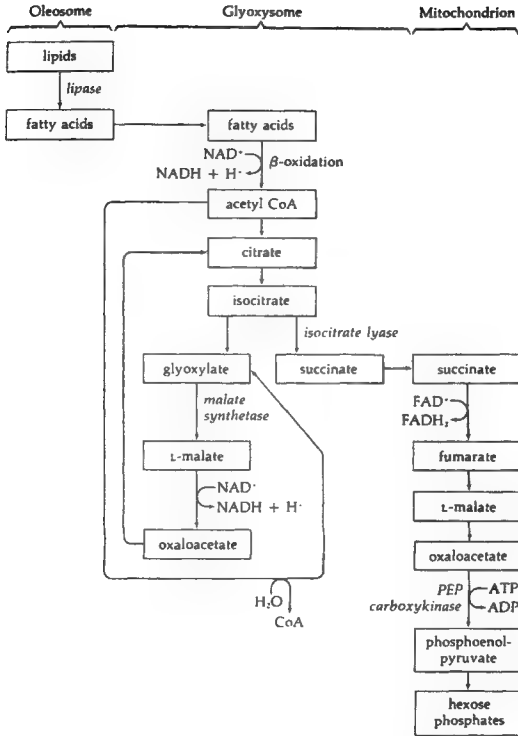
دورة الجلى أو كزيلات Glyoxylate cycle

تحول البنور الغنية بالدهون المخزنة هذه الدهون إلى الكربوهيدرات أثناء الإنبات ، وظلت ميكانيكية هذا التحويل غامضة حتى اكتشاف كل من كور نبرج وكريس (16) Kornberg & Krebs دورة الجلى أو كزيلات glyoxylate فى بكتيريا البسيلموناس Pseudomonas . بعد ذلك اكتشفت تفاعلات وإنزيمات أكسدة بيتا β oxidation للأحماض الدهنية ، وتحويل مجموعة الخلات فى خلات المرافق الإنزيمى أ إلى جلى أو كزيلات glyoxylate والمالات malate (حمض المالك) ، وهذه العملية تحدث فى أجسام دقيقة (عضيات خلوية) سميت جلى أو كسى زومات glyoxysomes ، وأول من أطلق هذا الاصطلاح هو العالم بيفرز Beevers والذي يعتبر الرائد فى هذا المجال . الرائد فى هذا المجال .

وتحتوى الجلى أو كسى زومات glyoxysomes على جميع الإنزيمات اللازمة لأكسدة بيتا للأحماض الدهنية حتى تكوين خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co, A) وتحويل مجموعة الخلات إلى حمض المالك وحمض السكسينك .

ولا توجد هذه الدورة glyoxylate فى البنور التى تخزن النشا ، أما فى البنور الدهنية (الزيتية) فإن هذه الدورة تتوقف عندما يتم استهلاك إحتياطى الدهون فى هذه البنور . ومن الجدير بالذكر إن النباتات تستطيع تحويل الأحماض الدهنية إلى كربوهيدرات وذلك لوجود إنزيمين فريدين فى عضيات الجلى أو كسى زومات - (لا يوجدان فى الحيوان) وهما إنزيم أيزوسترات ليز (إنزيم تحليل السترات) iso citrate lyase وإنزيم مالات سنثيتيز (إنزيم بناء المالات) malate synthetase . والتفاعل الأول الكبير فى مسلك الجلى أو كزيلات glyoxylate pathway هو تحويل الأيزوسترات إلى جلى أو كزيلات glyoxylate والسكسينات succinate بعيداً عن تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل لدورة كريس .

والتفاعل الثانى الكبير هو تكثيف جلى أو كزيلات مع خلات المرافق الإنزيمى أ (acetyl Co A) لتكوين المالات malate والتى بدورها تتحول إلى أوكسالوخلات oxaloacetate وشكل (١٦ - ٩) يوضح التفاعلات التى تتضمنها عملية تحويل الأحماض الدهنية إلى الكربوهيدرات عن طريق دورة الجلى أو كزيلات ، وتنتج الأحماض الدهنية من تحليل الجليسريدات الثلاثية triglycerides الموجودة فى الأجسام الدهنية أوليوزومات oleosomes . ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الليپاز lipase - وتحدث للأحماض



شكل ١٦ - ٩ : تحويل الدهون المخزنة إلى كربوهيدرات في البذور المستجبة عن طريق دورة الجلي أوكسالات .

الدهنية أكسدة بيتا β -oxidation في الجلي أوكسي زومات glyoxysomes ويتكون خلايا المرافق الإنزيمي - أ (acetyl Co A) ، ويتفاعل خلايا المرافق الإنزيمي - أ مع أوكسالو

خلات Oxaloacetate فتتكون السترات citrate ثم بعد ذلك السترات والمشباهة isocitrate بعد ذلك تشطر الأيزوسترات إلى السكسينات succinate الجلى أو كزيلات glyoxylate - ويحفز هذا التفاعل بإنزيم أيزوسترات ليز isocitrate lyase بعد ذلك تتحد الجلى أو كزيلات glyoxylate مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ لتعطى المالات ويحفز هذا التفاعل بإنزيم بناء المالات malate synthetase والمالات المتكونة هذه تكون فى الجلى أوكسى زومات فتحدث لها عملية أكسدة لتعطى أوكسالوخلات التى بدورها تبدأ الدورة من جديد باتحادها مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ الناتج من أكسدة بيتا للأحماض الدهنية وترحل السكسينات من الجلى أوكسى زومات glyoxysomes وتدخل الميتوكوندريا حيث يحدث لها تحويل إلى الأوكسالوخلات عن طريق دورة كريس .

وتؤدى الزيادة فى إنتاج أوكسالوخلات (OAA) إلى توفر إمداد كافى منها لإنتاج الأحماض الأمينية والكاربوهيدرات بطريق عكسى للانحلال الجلييكولى - ومما هو جدير بالذكر إنه يحدث تحول أوكسالوخلات (OAA) إلى فسفو إينول حمض البيروفك phosphoenolpyruvic والركبات الوسطية الأخرى لمسلك الانحلال الجلييكولى فى السيتوبلازم .

وربما نسأل لماذا لا تتحد الأوكسالوخلات مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ فى داخل الميتوكوندريا ، ولماذا لا تؤكسد إلى CO_2 ، H_2O عن طريق دورة كريس .

ولا تحدث هذه التفاعلات السابقة فى البنور المخزنة للدهون بسبب عدم توفر خلالات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) المشتق من البيروفات وهذا راجع إلى قلة محتوى هذه البنور من المواد الكاربوهيدراتية لذلك لا تتوفر خلالات المرافق الإنزيمى - أ بدرجة كافية لكى تدخل الميتوكوندريا ، كذلك فإن خلالات المرافق الإنزيمى - أ المنتجة فى تفاعلات الجلى وأكزيلات تبقى داخل الجلى أوكسى زوم glyoxysome ويترتب على ذلك إن حمض الأوكسالوخليك الذى تكون داخل الميتوكوندريا يتحول إلى (PEP) فسفو إينول حمض البيروفك - وهذا التحول الأخير وكذلك التفاعلات العكسية لمسلك الانحلال الجلييكولى تحدث فى السيتوبلازم وتحتاج إلى طاقة ATP ومرافق إنزيمى مختزل NADH ، ويتوفر المرافق المختزل NADH عن طريق تفاعلات أكسدة بيتا للأحماض الدهنية ، ويستعمل جزءا من NADH فى التفاعلات العكسية للانحلال الجلييكولى أما الجزء الآخر فيستعمل لتوليد ATP عن طريقة الفسفرة التأكسدية ونظام نقل الإلكترون (ETS) داخل الميتوكوندريا .

وهكذا فإن دورة الجلي أو كزيلات glyoxylate cycle مهمة بصفة أساسية لإنبات ونمو بادرات البنور الزيتية (الدهنية) لأنها تمدها في هذه المراحل بالمواد الكربوهيدراتية التي تتمثل من الدهون (الليبيدات) .

قياس التنفس - معامل التنفس

Measurement of Respiration - Respiratory Quotient

تتضمن أغلب الطرق المستخدمة لقياس معدل التنفس التقديرات الكمية لغاز CO_2 المنبعث أو O_2 المستهلك وإحدى الطرق البسيطة والسريعة هي إمرار CO_2 المتصاعد في محلول من هيدروكسيد الباريوم $(Ba(OH)_2)$ ، ثم نحصل على وزن كربونات الباريوم المتكونة $(BaCO_3)$ ويوجد محور لهذه الطريقة هو امتصاص CO_2 المنبعث في محلول من أليروكسيد الصوديوم $NaOH$ ، وتقدر كمية CO_2 الممتصة بالمعايرة وعموماً فإن أغلب تقديرات معدلات التنفس قد أنجزت عن طريق القياس المباشر للأوكسيجين باستخدام قطب كهربائي (إلكترود) electrode . ويعرف تركيز الغير مستعمل في التنفس عن طريق محلل للأوكسيجين oxygen analyzer يعطى قراءات القياس المباشر بعد العويض التلقائي (الأوتوماتيكي) لتأثيرات الحرارة على زوبانية الأوكسيجين ونفاذية الأغشية . ونظرا لوجود اختلافات في التصميمات الخاصة بأجهزة محللات الأوكسيجين والكتروداته فلن نتعرض لوصف شمل هذه الأجهزة .

وتوجد طريقة أخرى بنيت على تحليل وقياس CO_2 عن طريق قياس أطياف الأشعة دون الحمراء (Infrared spectrophotometry) . ويقاس التنفس بملاحظة التغيرات التي تحدث على التبادل الغازي وهذا يدل على النشاط التنفسي . وقد استعمل العلماء في الماضي أجهزة المانوميترات (manometers) المتصلة بدورق مخروطي لقياس التغيرات في ضغط الغاز نتيجة لتنفس المواد الحية ، وتوضع المواد الحية في الدورق مثل الأنسجة المستتبة والأنسجة الحية فيحدث التبادل الغازي ، ولم تعد تستعمل مثل هذه الأجهزة الآن بدرجة كبيرة . وعندما نقيس التنفس فمن المستحسن أن نقيس كلاً من O_2 المستهلك و CO_2 المنبعث وتسمى النسبة بين CO_2 المنبعث و O_2 المستهلك بمعامل التنفس respiratory quotient (RQ) .

فإذا استعملت المواد الكربوهيدراتية في التنفس فإن معامل التنفس يساوى الوحدة ويختلف معامل التنفس (RQ) تبعاً لاختلاف مواد التنفس لإختلافات كبيراً (بروتينات دهون ، كربوهيدرات) .

فمثلاً إذا استعملت المواد التي على درجة عالية من الأكسدة مثل أحماض دورة كربس فإن معامل التنفس RQ يكون أكبر من الوحدة ، كذلك فإن المواد المختزلة مثل الدهون تعطي معاملًا تنفسيًا أقل من الواحد ، وبصفة عامة إذا استعملت الخلية المادة الكربوهيدراتية في التنفس فإن جزيئاً واحداً من O_2 يستهلك نظير جزيئاً واحداً من CO_2 ينبعث أو يتصاعد . أما المنتجات الوسطية لدورة كربس فتكون مؤكسدة بدرجة كبيرة بالمقارنة بالمواد الكربوهيدراتية ويترتب على ذلك إنها تحتاج إلى كمية أقل من O_2 لأكسبتها إلى CO_2 والماء - فمثلاً أكسدة حمض المالك إلى CO_2 يعطي معاملًا تنفسيًا (RQ) قدره ١,٣٣ .

والدهون تعتبر مواد مختزلة بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية لذلك نحتاج إلى كمية من O_2 أكبر من المواد الكربوهيدراتية لتأكسد في التنفس ومعامل تنفسها يكون في حدود ٠,٧ . ويعطي معامل التنفس معلومات قيمة للباحث ومنه ممكن أن نستطيع استنتاج دليلاً مبدئياً على طبيعة المادة المستخدمة في التنفس ، ويجب ألا ننسى أن التحقق الدقيق لنوع مادة التنفس ، عن طريق معامل التنفس يعتبر مستحيلاً . فإذا استخدمت عدة مواد في آن واحد في التنفس فإن معامل التنفس المتحصل عليه يكون عبارة عن متوسط لقيمة معامل التنفس لكل مادة ، وكما هو متوقع فإن معامل تنفس معظم الأعضاء النباتية المكتملة النمو والتي تحتوي على إمداد كاف من الكربوهيدرات تكون قيمته من ٠,٩٧ - ١,١٧ .

ومما تقدم نستنتج إن مادة التنفس المستعملة بكثرة تحت الظروف الطبيعية هي المواد الكربوهيدراتية ، أما النباتات التي تحت ظروف الجوع $starvation$ فإن معامل تنفسها يكون باستمرار أقل من الوحدة .

وقد ذكر جامس James (14) أمثلة لمثل هذه الحالة وهي الأوراق الخضراء المسنة والأوراق الموضوعة في الظلام والأجنة المفصولة ويحدث هذا الانخفاض في معامل التنفس نتيجة لاستخدام المواد المختزلة (مثل الأحماض الدهنية والبروتينات) في التنفس . فمثلاً قد لاحظ ييم Yemm (24, 25) معاملًا تنفسيًا في حدود ٠,٨٥ أو أقل للأوراق الخضراء الموضوعة في الظلام . هذا وتعتبر البنور المستنبته من أحسن المواد للدراسة التوافق بين معامل التنفس ومادة التنفس . وكما هو معروف فإن المواد البروتينية تنكسر في الأعضاء المخزنة ثم تخلق مرة ثانية في الجنين أثناء (إنبات البنور) .

وفي البذور عادة تخزن المواد الدهنية بالإضافة إلى الكربوهيدراتية وفي حالات كثيرة تشكل المواد الدهنية الغالبية العظمى من الغذاء المخزن في البذرة ، وفي هذه الحالة فإننا نجد معامل التنفس أثناء إنبات مثل هذه البذور يكون أقل من الوحدة بكثير ، أما البذور التي تشكل المواد الكربوهيدراتية فيها الغذاء الرئيسي المخزن فإننا نجد أن معامل التنفس يكون قريباً من الوحدة .

العوامل المؤثرة على معدل التنفس

Factors Affecting Rate of Respiration

درجة الحرارة Temperature :

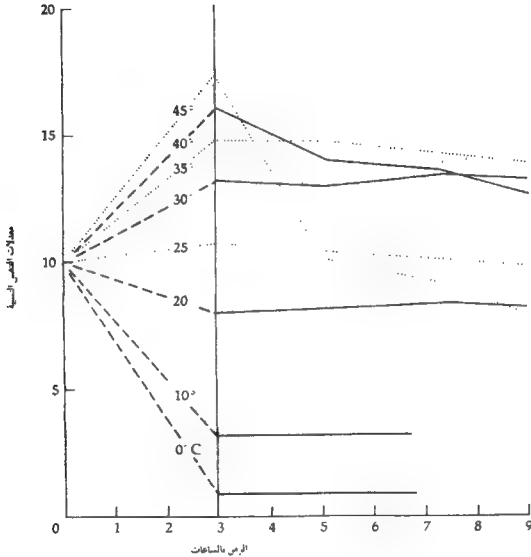
مثل كل التفاعلات الكيميائية فإن التفاعلات الكيميائية للتنفس تكون حساسة للتغير في درجة الحرارة ، وبما أن تفاعلات التنفس تحفزها الإنزيمات لذا نجد أن مجال التنفس الحراري ضيق ، فعلى درجات الحرارة القريبة من الصفر المئوي نجد أن معدل التنفس منخفض جداً ويزداد بارتفاع درجة الحرارة فإن معدل التنفس يزداد حتى تصل إلى درجة حرارة تحطم الإنزيمات ، وعادة نحصل على معدل التنفس الأعظم أو الأقصى maximum rate في مجال حراري يقع بين ٣٥ - ٤٥ م° / م° ويجب عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس أن نأخذ في الاعتبار مدة الوقت أو طول الوقت الذي عرض له العضو النباتي أو النبات .

فمثلاً في بادرات البسلة (Pisum sativum) التي يبلغ عمرها أربع أيام نجد أن معدل التنفس يزداد بارتفاع درجة الحرارة من ٢٥ م° - ٤٥ م° - فإذا تركت البادرات لأي فترة زمنية على هذه الدرجة المرتفعة من الحرارة (٤٥ م°) فإن معدل التنفس ينخفض ، وبكلمات أخرى يجب أن ندخل في الاعتبار عامل الوقت عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس .

ومن الواضح أن على درجات الحرارة المرتفعة عن ٣٠ م° - فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيمات denaturation of enzymes تبدأ أو تظهر أثرها السيء على معدل التنفس ، وحيث أن أثر الحرارة المغير لطبيعة الإنزيمات لا يحدث فوراً ، بل يحتاج لبعض الوقت ، لذا نجد ارتفاعاً مبدئياً لمعدل التنفس - قبل أن يظهر الأثر السيء لدرجة الحرارة وينخفض المعدل ، وعموماً كلما كانت درجة الحرارة مرتفعة قصر الوقت الذي يمر قبل أن ينخفض معدل التنفس .

وأظهرت أبحاث فرنانديس (7) Fernandes أهمية عامل الوقت عند دراسة أثر الحرارة

على التنفس ، ويوضح شكل (١٦ - ١٠) أن درجة الحرارة المثلى لبادرات البسلة البالغة من العمر أربعة أيام هي 30°C - حيث لم يلاحظ انخفاض في معدل التنفس على هذه الدرجة لفترة طويلة من الوقت .



شكل ١٦ - ١٠ : أثر درجة الحرارة على معدل التنفس في بادرات البسلة (*Pisum sativum*) التي عمرها أربعة أيام. لاحظ العلاقة بين درجة الحرارة ، الزمن ، معدل التنفس - المخطوط المتكسرة التي تدل على فترة الوقت التي تمر بين التغير في درجة الحرارة من 25°C إلى درجة الحرارة الموضحة في الشكل .

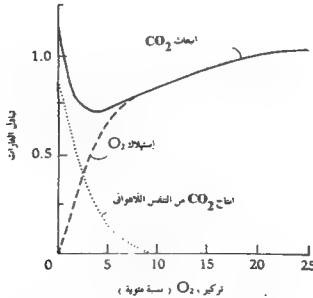
عن : D.S. Fernandes, 1923, Rec. Trav. Bot. Neerl. 20:107.

الأوكسجين Oxygen

لا بد من توفر O_2 حتى تحدث تفاعلات دورة كريبس ويعتبر O_2 هو المستقبل النهائي

أو الختامي terminal acceptor للإلكترونات في نظام نقل الإلكترون (ETS) ، لذا فإن معدل التنفس يكون حساساً للتغيرات في تركيز O_2 وبصفة عامة - فعلى تركيز O_2 المنخفض فإن كلاً من التنفس الهوائى واللاهوائى يحدث في النبات ويكون معامل التنفس (RQ) أكبر من الوحدة CO_2 الممتصة في الحقيقة قد تصل قيمته إلى ما لا نهاية عند وصول تركيز O_2 إلى الصفر . أى أنه تحت الظروف اللاهوائية الكاملة يكون كل CO_2 المنتج نتيجة لحدوث التنفس اللاهوائى أو التخمر كليةً ، ويزداد تركيز O_2 فإن كمية CO_2 الناتجة عن التنفس اللاهوائى تنخفض بسرعة ويزداد التنفس الهوائى ويصل معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة ، وتسمى النقطة التي يصل عندها معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة عند تركيز محدد ومعين من O_2 بنقطة الانتهاء extinction point (21) وعندها يتوقف التنفس اللاهوائى .

وأظهرت أبحاث واتسون (14) Watson مثلثاً نموذجياً لهذه العلاقات مع بادرات التفاح صنف براملى (Bramley) - لاحظ شكل (١٦ - ١١) .



شكل ١٦ - ١١ : إنتاج CO_2 بهادرات التفاح (Bramley) عند تركيزات مختلفة من O_2 - معدل إنتاج CO_2 في الهواء يعادل واحد .

W.O. Jones, 1953. Plant Respiration Oxford : Clarendon, 87 pp.

عن :

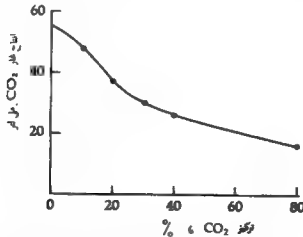
وعند دراسة معدل التنفس على مجال واسع من تركيزات O_2 - فمن المرغوب فيه أن نقيس كلاً من إنتاج CO_2 واستهلاك O_2 ، يعطى مقياساً للتنفس

الهوائى - كما يعطى إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء ، وعموماً فإن إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء يكون نتيجة حدوث التنفس الهوائى والأهوائى ، واستهلاك O_2 تحت نقطة الانتهاء يمثل مقياساً دقيقاً للتنفس الهوائى ، لذلك فإن تقدير مشاركة كل من الغازين على مجال واسع عن تركيزات O_2 يتيح لنا مقياس لكل من التنفس الهوائى والأهوائى . ودلت الدراسات العديدة على معدل التنفس للعديد من النباتات على قاعدة عامة وهى عند زيادة تركيز O_2 عن الصفر يزداد معدل التنفس الهوائى ، وفى معظم النباتات تكون هذه الزيادة على هيئة خط هذلولى hyperbolic بمعنى أن معدل الزيادة ينخفض بزيادة تركيز O_2 .

وفى بعض الحامات النباتية تكون الزيادة فى معدل التنفس ذات علاقة خطية linear مع معدل زيادة تركيز O_2 - وقد وجد تايلور Taylor (23) هذه الظاهرة فى حالة إنبات حبوب الأرز ، وتفسر هذه الظاهرة (العلاقة الخطية) هو أن استهلاك O_2 يكون محدوداً بوجود حاجز يمنع انتشار O_2 - مثل أغشية حبوب الأرز - ولقد أشار جيمس James (14) أن استهلاك O_2 فى هذه الحالة يكون متناسباً تناسباً طردياً مع كمية المنتشرة عبر الحاجز barrier - وليس مع كمية O_2 المستهلكة فى التنفس .

ثانى أكسيد الكربون Carbon Dioxide

لقد أثبتت دراسات كيدس Kidds (15) أن زيادة تركيز CO_2 لها تأثير مثبط واضح على تنفس بنور المستردة البيضاء « الخردل الأبيض » المستنبته White mustard - لاحظ شكل (١٦ - ١٢) .



شكل ١٦ - ١٢ : تخطيط معدل التنفس فى بنور المستردة البيضاء المستنبته كنتيجة لزيادة تركيز CO_2
 W. Stiles and W. Leach. 1948. Respiration in Plants. New York: Wiley. من :

وعلى الرغم من أن دراسات عديدة على تنفس الأوراق قد أثبتت تأثير CO_2 المشبث على التنفس ، لكن توجد أدلة تشير إلى أن هذا الأثر المشبث لغاز CO_2 على التنفس يكون بطريقة غير مباشرة ولو بصورة جزئية - ولقد أثبت هيث Heath (11) أن CO_2 يسبب غلق الثغور وبذلك يحد من التبادل الغازي وهذا الغلق للثغور ربما يرفع التركيز الداخلي لغاز CO_2 بدرجة كبيرة ، وبذلك يحد من التنفس .

الأملاح الغير عضوية Inorganic Salts

لاحظ لوندجار دو بورستروم Lundegordh & Burstrom (17) أن معدل التنفس يزيد إذا نقل النبات أو النسيج النباتي من الماء إلى محلول ملحي ، وكمية الزيادة في معدل التنفس في هذه الحالة يسمى بالتنفس الملحي salt respiration ، وهذا النوع من التنفس قد نوقش بالتفصيل في الفصل السابع .

التثبي (أو الحث) الميكانيكي Mechanical Stimulation

أثبت أودس Audus في سلسلة من الدراسات (1, 2, 3, 4) أن معدل تنفس الأوراق يزداد بمسك هذه الأوراق باليد أو خبطها أو ثنيها ، وفي أوراق نبات « كزير الغار » "cherry laurel" تبلغ الزيادة في معدل التنفس نتيجة لمسك الأوراق باليد حوالي ١٨,٣% - أما إذا كررت هذه المعاملة لمدة من الوقت فإن الزيادة في معدل التنفس لا تكون بنفس المعدل السابق (أى تقل الاستجابة) .

الجروح Wounds

لقد عرف العلماء منذ سنوات عديدة أن جرح أحد أعضاء النبات يزيد من تنفس هذا العضو ، وبصفة عامة فإن الجروح يترتب عليها حدوث النشاط المرستيمي في منطقة الجرح ، وتكون النتيجة هو تكوين كالوس الجرح wound callus ، ونستطيع الآن أن نتخيل العلاقة بين التنفس والجروح [زيادة معدل النشاط المرستيمي وتكون الكالوس يحتاج إلى معدل أكبر من التنفس] ودلت دراسات هوبكنز Hopkins (13) على وجود زيادة كبيرة في كمية السكر نتيجة لقطع درنات البطاطس ، وربما تكون الزيادة في معدل التنفس بعد إحداث الجروح نتيجة وفرة مادة التنفس respiratory substrate وهي السكر في هذه الأحوال .

الأسئلة :

- ١٦ - ١ هل المعادلة العامة للنفس تعطي تقديراً دقيقاً للعملية ؟ اشرح ؟
- ١٦ - ٢ هل من الممكن نظرياً أن ينقل الكربون في الخلية من الجلوكوز إلى النشا إلى الجلوكوز إلى حمض البيروفيك إلى الألائين إلى البروتين ؟ وضح ؟
- ١٦ - ٣ ما هي أهمية إزدواج التفاعلات في النظم البيولوجية ؟
- ١٦ - ٤ اقترح ما هو السبب في أن درجة حرارة الليل المنخفضة تبدو في أنها تشجع حركة المغذيات والماء في بعض النباتات .
- ١٦ - ٥ اشرح المصطلحات الآتية :
التخمير . الاخلال الجليكولي . مسلك المكسوز ثنائي الفوسفات . مسلك Einbden- Myerhof- parnas .
- ١٦ - ٦ أذكر بعض المركبات التي تمثل في النباتات عندما تكون البيروغفات واحدة من الحامضات الابتدائية .
- ١٦ - ٧ وضح الملامح أو الخصائص الأساسية الهامة لمسلك " ENP " معبرا عنه بالمواد الداخلة في التفاعل والناتج ونوعية التفاعلات ؟
- ١٦ - ٨ أشرح الاصطلاح : " فسفرة على مستوى مادة التفاعل " ؟
- ١٦ - ٩ ماهو دور المرافق الإنزيمي - أ " Co A " - وضح كيف يتكون ؟
- ١٦ - ١٠ من أي النواتج التنفسية الوسطية يُشتق كل من : الأحماض الدهنية - الجبريلينات . ذيل كحول الفيتول الخاص بالكلوروفيل ؟
- ١٦ - ١١ لماذا تكون دورة كريس أكثر كفاءة في إنتاج ATP في وجود O_2 بالمقارنة بمسلك EMP ؟
- ١٦ - ١٢ ما هي وظيفة نظام نقل الإلكترون ؟ كيف يعمل ومن أي المصادر يدفع هذا النظام القوة الاختزالية اللازمة لتشغيله ؟
- ١٦ - ١٣ لماذا يكون O_2 ضرورياً لتشغيل عملية نقل الإلكترون ؟
- ١٦ - ١٤ كيف يلام تركيب الميركوندريا تشغيل نظام نقل الإلكترون ؟
- ١٦ - ١٥ أشرح النظرية الأزموكيميائية لتفسر الفسفرة التأكسدية ؟
- ١٦ - ١٦ كيف يمكن أن يلعب المسلك البديل دوراً هاماً فيما يخص بوظيفة دورة كريس وإنتاج المركبات الوسطية ؟

١٦ - ١٧ أذكر متجين أساسيين ذو أهمية كبرى من منتجات مسلك المكسوز أحادى الفوسفات ؟

١٦ - ١٨ العديد من البذور غنية فى الليبيدات وفقيرة فى الكربوهيدرات - وضح كيف يتم توفير الطاقة اللازمة للجنين النامى من الدهون ؟ - ما هو المسلك الأساسى فى هذه العملية وكيف يعمل ؟

١٦ - ١٩ وضح ما معنى الاصطلاح أليوزومات *oliosomes* ومعامل التنفس RQ ؟
١٦ - ٢٠ وضح أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة الضوئية ، الفسفرة التأكسدية ، الفسفرة على مسعى مادة التضاعل ؟

١٦ - ٢١ وضح بعض العوامل الكبرى التى تؤثر على التنفس ؟

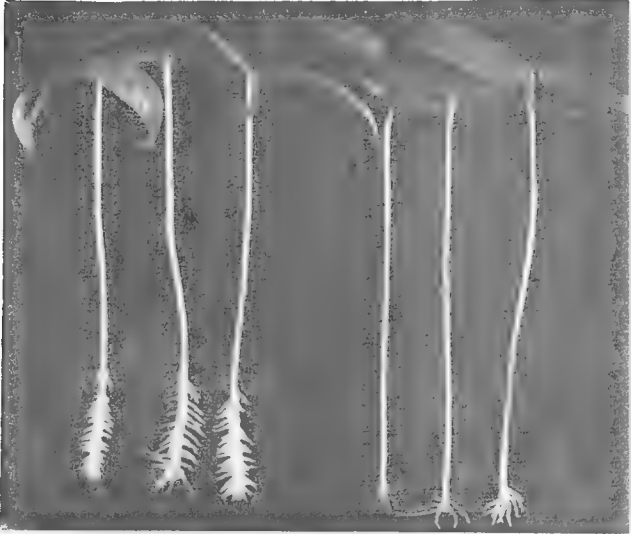
١٦ - ٢٢ ما هى بعض الميكانيكيات المنظمة فى الخلية النباتية والمسئولة عن : التخزين ، النمو ، التنفس ، تكوين المنتجات الوسيطة للتنفس ؟ - كيف يحدث أن : عملية البناء تسير بمعدل أكبر من حدوث الأخرى (التنفس) ؟

قراءات مقترحة :

- Bonner, W.D., Jr. 1973. Mitochondria and plant respiration. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Ikuma, H. 1972. Electron transport in plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:419-436.
- Laties, G.G. 1982. The cyanide-resistant alternative path in higher plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:519-555.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Meeuse, B.J.D. 1975. Thermogenic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:117-126.
- Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279-297.
- Solomos, T., and G.G. Laties. 1976. Induction by ethylene of cyanide-resistant respiration. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 70:663-671.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.
- Theologis, A. 1979. The genesis development and participation of cyanide-resistant respiration in plant tissue. Ph.D. Thesis, University of California, Los Angeles.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



المهرمونات النباتية : الأوكسينات (1) Phytohormones: The Auxins



تكوين ونمو الجذر في فاصوليا المنح المعاملة بالأوكسين (يساراً) وغير المعاملة مينا (3).

C.W. Heuser, The Pennsylvania State University. مهذبة من :

(١) كلمة Phyto تعني نبات وهي كلمة لاتينية أما كلمة hormone فهي كلمة لاتينية وتعني القوة المحركة أو القوة الدافعة impetus أو القوة الباعثة impulse وقد أدخلت إلى العربية كما هي عن اللاتينية .

(٢) كلمة auxin كلمة مشتقة من الكلمة اليونانية auxein وهي تعني الزيادة أو النمو وقد أدخلت إلى العربية كما هي .

(٣) توضح الصورة أن النباتات هي بادرات فاصوليا المنح وتكوين ونمو الجذور على السويقة الجينية السفلى هذه البادرات بعد إزالة الجذر الابتدائي .



كان ساكس (50) Sachs أول من افترض وجود الكيمويات المنظمة لنمو النبات في النصف الأخير من القرن التاسع عشر وافترض أن « المواد المكونة للأعضاء » تُنتج في أوراق النباتات ثم تنتقل متجهة إلى أسفل . ولقد فتحت هذه النظرية الفذة الرائدة المجال للدراسة المركزة على تنظيم نمو النبات خلال القرن العشرين .

نبذة تاريخية :

بينما كان ساكس Sachs يبنى نظرياته الخاصة بتنظيم النمو كان هناك عالم آخر مشهور بدراسة الانتحاءات النباتية Plant tropism ، وعلى الرغم من أن دارون Darwin كان مشهوراً بنظريته الخاصة بالتطور evolution إلا أنه قام بدراسة تأثير الجاذبية الأرضية والضوء الساقط من جانب واحد على حركة النبات (11) ، فقد أشار إلى أن تأثير كلاً من الضوء والجاذبية الأرضية على انحناء كلاً من الجنور والمجموع الخضري راجعاً إلى تأثير القمة ، وهذا التأثير من الممكن انتقاله إلى أجزاء النبات الأخرى . ولقد توصل إلى أنه عند تعريض البادرات إلى ضوء جانبي فينتج عن ذلك أن بعض المؤثرات تنتقل من الجزء العلوي إلى الجزء السفلي مسببة انحناء الأخير . أما فيما يتعلق بالانتحاء الأرضي geotropism للجنور فقد أوضح أن القمة فقط هي التي تعمل على ذلك وأيضاً على انتقال هذا التأثير للأجزاء المجاورة مسببة بذلك انحنائها إلى أسفل (11) .

كان دارون مهتماً بصفة أساسية بـ « غمد الريشة »^(١) "Coleoptile" وهو عبارة عن ورقة متخصصة ومتحركة على صورة اسطوانة مجوفة تغلف وتحيط بالسويقة الجنينية العليا epicotyl ومتصلة بالعقدة الأولى وهي توفر الحماية للقمة النامية الراهقة لبادرات النجيليات حتى تبرز الورقة الأولى ذات النمو السريع فوق سطح التربة .

وتوصل دارون إلى أنه إذا عُرضت قمم تلك الأغمد إلى مصدر ضوئي من جانب واحد Unilateral فإن الأغمد تنحني في اتجاه الضوء ، وكما نعلم اليوم فإن هذه الاستجابة يطلق عليها الانتحاء الضوئي Phototropism والمنبه الضوئي ينتج من نشاط هرموني . وقد لاحظ دارون أيضاً أن تغطية أو إزالة قمة الغمد يسبب عدم استجابة الغمد للانحناء ، وقد أدت تلك النتائج إلى أن يعلن دارون أن قمة غمد الريشة تشترك في الاستجابة للانتحاء الضوئي .

(١) Coleo كلمة لاتينية تعني غمد ، و Pile كلمة لاتينية تعني ريشة .

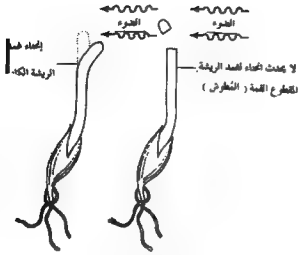
وفي الوقت الذي كان فيه دارون يقوم بتجاربه تمكن سالكوفسكى وسالكوفسكى Salkowski and Salkowski من اكتشاف إندول حمض الخليك indole-3- acetic acid في البيئات المتخمرة ، وقد استخدمت تلك المادة في الانتحاء الضوئي لأغمد الريشة لعدة سنوات فيما بعد . في العشر سنوات الأولى من القرن العشرين قام العالمان بايليس وستارلنج Bayliss and Starling بدراسة النظام الهاضم في الكلاب وقدموا اصطلاح « هرمونات » hormones واقترحا خصائصها التالية : ١ - هي مواد كيميائية خاصة ومعينة ٢ - تنتج في أماكن معينة من الكائن ٣ - تنتقل إلى أماكن أخرى حيث يظهر أثرها فيها (تعرف هذه الأماكن باسم الأهداف targets) ٤ - في هذه الأهداف وبكميات صغيرة تقوم بتنظيم الاستجابيات الفسيولوجية (النمو growth ، والحركة movement ، والتكاثر Reproduction) . ولم تمض فترة طويلة بعد ذلك حتى استخدم علماء النبات اصطلاح « هرمون » .

في عام ١٩٠٧ أثبت فيتنج (15) Fitting أن إحداث قطع على جانب واحد أو على كلا الجانبين لقمة غمد ريشة الشوفان لا يمنع التأثير الانتحائي للضوء طالما أن الأسطح المقطوعة لم تنفصل وما زال الجزء المقطوع متصل بباقي الغمد . وقد أظهرت تلك التجربة أن الترابط الخلوي الكامل ليس ضرورياً لمرور المحفز الداخلي . وفي أوائل القرن العشرين^(١) استطاع بويزن جنسن (8) Boysen- Jensen أن يقدم دليل آخر عن طبيعة المادة المنبهة للانتحاء الضوئي لغمد الريشة وأوضح علاقة هذا المنبه بعملية الانتحاء الضوئي ، حيث قام بإزالة القمة الطرفية لغمد الريشة أسفل القمة ببضع ملليمترات من الطرف ووضع مكانها مكعب من الجيلاتين ، ثم أعاد وضع القمة المزالة فوق قطعة الجيلاتين وقام بإسقاط الضوء من جانب واحد فنتج عن ذلك انحناء للغمد في اتجاه المصدر الضوئي تماماً كما يحدث في الغمد العادي (أى دون أى معاملة^(٢)) وقد أثبت بويزن جنسن أيضاً أن الانتحاء الضوئي الطبيعي لغمد الريشة يمكن منعه بإغمد شريحة رقيقة من الميكال^(٣) mica عريضاً أسفل قمة الغمد ببضع ملليمترات فقط لنصف المسافة أى في الجانب المظلم لبادرات التجليات المضاءة من جانب واحد . أما إغمد قطعة الميكال

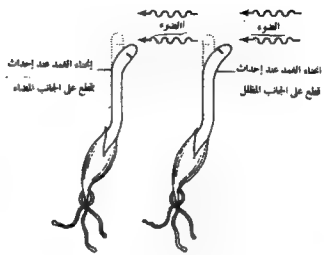
(١) كان ذلك عام ١٩١٠ .

(٢) يدل ذلك أن المادة المؤثرة في الانتحاء الضوئي تمر خلال مكعب الجيلاتين وهو بالطبع مادة غروية غير حية .

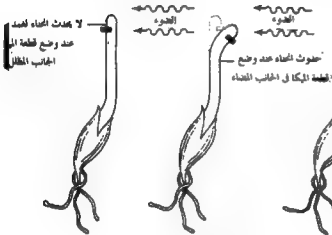
(٣) الميكال من المعادن الطبيعية وتوجد على شكل رقائق نصف شفافة وهي تستخدم أساساً كأداة عازلة وهي صلبة غير متقلبة .



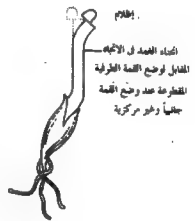
Darwin, 1880s



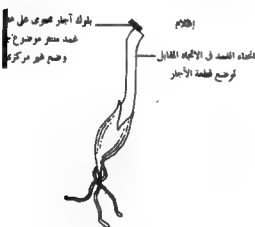
Fitting, 1907



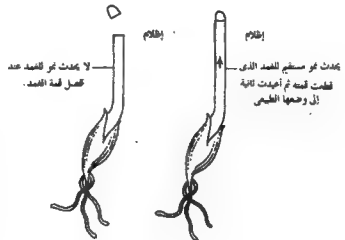
Boysen-Jensen, 1910



Paal, 1918



Stark, 1917



Seubert, 1925

١٧ - ١ : ملخص للتجارب التي أدت إلى عزل واكتشاف الأوكسين (IAA) والتي بُنيت على أساس نشاطه في الانتحاء الضوئي للقمم الريشة .

جزئياً في الجانب المضء لغمد البادرات لا يمنع الانتحاء وبالتالي قدم الدليل على أن المحفز للإنتحاء يمر إلى أسفل في الجانب المظلم لغمد الريشة . وفي عام ١٩١٨ أزال باثل Paal (44) (أى طَوْشَ decapetated) قمة غمد الريشة ثم وضع القمة بطريقة جانبية غير مركزية ، وقد اكتشف أن غمد الريشة ينحني بعيداً عن الجانب الذى يحمل أعلاه القمة الغير مركزية الوضع حتى في الظلام . وقد أوضحت تجارب باثل بقوة أن المادة المنبعثة من القمة هي المسئولة عن الانحناء . وأخيراً أوضح سودنج (16) Söding أن المادة الآتية من القمة لا بد أن تكون هي المسئولة عن استطالة غمد الريشة . وقد وجد ستارك (1) Starke في دراساته أن العصير الذى جُمع من اغمد ريشة الشوفان يمكن أن ينتثر في مكعبات الآجار ، وعندما وضعت هذه البلوكات (المكعبات) في وضع جانبي غير مركزى على أغمد الريشة المنزوعة القمة « أى المَطوشة القمة » الموضوعه في الظلام فإن الإنحناء يحدث . شكل ١٧ - ١ يوضح نتائج هذه التجارب .

والخطوات المنطقية التالية هي عزل تلك المادة من النبات وإثبات أنها تُنشط نمو النبات عند معاملته بها . هذه المهمة الصعبة قام بها عالم النبات الألماني وينت Went ، فقد وضع قمم الأغمد المقطوعة حديثاً^(١٧) على بلوكات صغيرة من الآجار لفترة زمنية محسوبة ، ثم وضع هذه البلوكات بعد ذلك جانبياً على أغمد منزوعة القمة أى « مَطوشة القمة decapitated » لمدة ساعتان في الظلام ، فأظهرت أغمد الريشة انحناءات مشابهة لتلك الانحناء للأغمد ذات القمم الموضوعه جانبياً . وعلى ذلك أمكنه التوصل إلى طريقة لتقدير كمية نشاط المادة في قمم أغمد الريشة - وبمعنى آخر فقد أوجد طريقة التقدير الحيوى للأوكسين A bioassay for auxin . فقد وجد وينت أن درجة الانحناء للغمد تتناسب طردياً في حدود معينة مع كمية المادة الفعالة في بلوكات الآجار . وبسبب استخدام نبات الشوفان في هذا الاختبار الحيوى لذلك فقد أصبحت تلك الطريقة تعرف باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile curvature test .

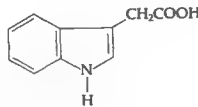
وباستخدام اختبار الشوفان للعديد من المواد فقد ظهر أن بول الإنسان human urine غنى في مواد النمو . عند البدء بثلاث وثلاثون جالوناً من بول الإنسان فقد قام كوجل وهاجين - سميت (35) Kögl and Haagen-Smit بسلسلة من خطوات التنقية . ونشاط

(١) يطلق اسم هذا العالم بالألمانية قنت-

(٢) عادة ما تكون طول القمة هذه ثلاث ملليمترات وهي المنطقة التي تنتج الأوكسين .

المواد لكل خطوة من خطوات التنقية قدرت باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان . وبعد التقطير تحت تفريغ عالى فإن الخطوة النهائية أنتجت ٤٠ ملليجرام من بللورات لها نشاط وفعالية يعادل خمسون ألف مرة نشاط البول العادى . وقد أعطى الناتج النهائى اسم أوكسين أ auxin A (أو حمض أوكسينو ترايوليك auxentriolic acid) .

وباستخدام نفس طرق التنقية التى اتبعت مع بول الإنسان تقريباً فقد عزل كوجل وإركسليين و هاجين - سميت (32) Kōgl, Erxleben and Haagen-Smit مادة نشطة فعالة أخرى من زيت جنين الذرة Corn germ oil . وقد وجدوا أن هذه المادة تشبه أوكسين أ من حيث التركيب والنشاط الفعال وقد أطلق عليها أوكسين ب auxin-B (حمض الأوكسينو لونيك auxenolonic acid) . وفى نفس العام ما زالت هناك مادة أخرى قد عزلت من بول الإنسان . فبإعادة العزل على نطاق واسع من بول الإنسان باستخدام طريقة ادمصاص الفحم لإزالة المادة الفعالة النشطة فقد تمكن كوجل و هاجين - سميت وإركسليين (34) Kōgl, Haagen-Smit, and Erxleben من عزل مادة الهيتيروأوكسين (heteroauxin) أو كما يطلق عليه اليوم أندول - ٣ - حمض الخليك indole-3-acetic acid (IAA) . وهذا المركب ليس مركباً جديداً ولكنه أكتشف وعزل من التخمرات فى عام ١٨٨٥ بواسطة سالكوفسكى وسالكوفسكى .



indole-3-acetic acid (IAA)

واليوم يوجد شك كامل فى وجود أوكسين «أ» و أوكسين «ب» حيث أنه لم يعزها أحد على الإطلاق منذ عزلهما لأول مرة بواسطة كوجل وزملاؤه . وعلى النقيض من ذلك فقد تمكن العديد من الباحثين عزل أندول حمض الخليك فى صورة بلورية من مصادر متعددة .

تمكن كوجل وكوسترمانز (35) Kōgl and Kostermans من عزل IAA من عصير بلزمة الخميرة عام ١٩٣٤ . وتمكن ثيمان (60) Thimann بعدها بفترة قصيرة من عزل الـ

IAA من مزارع فطر العفن المعروف باسم^(١) (*Rizopus suinus*) . وفي عام ١٩٤٦ أعلن هاجين - سميث وزملاؤه وجود الـ IAA في النباتات الراقية (26) . واليوم فقد ثبت وجود الـ IAA في العديد من النباتات الراقية حيث يعتبر الأوكسين الأساسى في هذه النباتات . ومن الجدير بالذكر أن نوه هنا إلى أنه لم يتم عزل الـ IAA من قمم غمد الريشة ، حيث أن إحدى التقديرات قد أوضحت أنه يلزم ٢٠٠٠٠ طن من قمم غمد الريشة لإنتاج جرام واحد من أندول حمض الخليك^(٢) . وبالطبع فإن الأوكسينات فعالة جداً بكميات دقيقة للغاية . وأوكسين ونت Went's auxin من المحتمل أن يكون الـ IAA ، إلا أن الأجزاء النباتية تبدو أنها تحتوى على مركبات أخرى من المحتمل أنها مشتقات من الـ IAA والنشطة في الإستجابة للإنتحاء الضوئى .

ومن الجدير بالذكر أن نوضح هنا أن كوجل وهاجين - سميث وونت قد استخدموا اصطلاح أوكسين auxin (وهى مشتقة من اليونانية auxein والتي تعنى النمو) في دراساتهم التى شملت النمو والإنتحاء الضوئى لغمد ريشة الشوفان *Avena coleoptiles* . وقد قدم ثيمان (59) Thimann التعريف التالى للأوكسين : « هو عبارة عن مادة عضوية وبتراكيز منخفضة تُحفز النمو على طول المحور عند إضافتها للمجموع الخضرى للنبات والخالئ بقدر الإمكان من منشطات النمو » . وللتمييز بين الأوكسينات والجبريلينات (وهى مجموعة أخرى من الهرمونات النباتية) فإن التعريف يشمل عادة فكرة أن الأوكسينات تختلف عن الجبريلينات في كون الأوكسينات تثبط استطالة الجذور عند تراكيز معينة ، كما توجد اختلافات أخرى سوف نذكرها فيما بعد .

الاختبارات الحيوية Bioassays

واحدة من أهم الاستخدامات الأساسية التى شملت الأبحاث المبكرة للتعرف على الأوكسينات وبالتالى الخصائص الهرمونية هو إيجاد اختبار غمد ريشة الشوفان أساساً ، أى إدراك الاختبارات الحيوية بصفة عامة . ويستخدم اصطلاح الإختبار الحيوى لوصف استخدام المادة الحية كاختبار لبيان تأثير المواد ذات النشاط الحيوى المعروفة

(١) أحد أنواع جنس الريزوباس وهو من نصف القطريات الدنية الطحلية المزرمة والتي يمكن أن تنمو على الخبز والمربى والجبن كما تصيب المحاصيل النباتية كتأثير ثانوى للإصابة الحشرية .

(٢) يستعمل بالطبع من الوجهة العملية إنتاج هذا الكم الهائل من قمم غمد الريشة أو استخدام مذبيات هائلة الكم أيضاً لاستخلاص الأوكسين منها .

والمفترضة . فمن الواضح الآن عندما نتناول المواد الفعالة حيويًا مثل الهرمونات النباتية فلا بد لنا من طريقة لقياس نشاطها الحيوى . في معظم الحالات ، لابد أن تكون المادة النباتية المستخدمة لقياس نشاط منظمات النمو مستجيبة بصفة خاصة لتلك المادة أو إلى مجموعة من المركبات المتشابهة معها ، كما لابد أيضاً أن يكون هناك ارتباط وعلاقة بين مدى اتساع الاستجابة للمادة الحية وتركيز المادة الكيميائية .

والطرق الحيوية مبنية على أساس الاستطالة الخلوية ، إلا أنه توجد العديد من الاستجابيات المتعددة يمكن استخدامها في الطرق الحيوية للأوكسينات . وبمجرد ذكر الإستجابيات الفسيولوجية التي ترجع إلى المركبات ذات النشاط الأوكسيني فإنه سوف تقوى فهمنا هذه النقطة . وأخيراً فإننا سنخصص بالتفصيل بعض التأثيرات الفسيولوجية التالية التي تتأثر بالأوكسينات :

- ١ - استطالة خلايا السيقان والأوراق والجنور .
- ٢ - تكشف الخلايا والأعضاء .
- ٣ - تكوين ونشأة الأزهار وانماؤها وعقد الثمار ونموها ونمو الجنين .
- ٤ - تساقط الأوراق والأزهار والثمار .
- ٥ - اتجاه النمو (انحاء السيقان أو الجنور) .
- ٦ - تكوين الثمار اللابنرية Parthenocarp في بعض النباتات .
- ٧ - السيادة القمية Apical dominance .
- ٨ - استطالة وانقسام خلايا كالوس مزارع الأنسجة Callus tissue cultures .

وعلى الرغم من أن العديد من الإختبارات الحيوية التي تُظهر نشاط مختلف الهرمونات النباتية قد بُنيت على أساس اختلاف الاستجابيات الفسيولوجية (مثلاً الأوكسين . واستطالة الخلايا ، والسيتوكينينات وانقسام الخلايا - وهكذا) إلا أن جميع الطرق الحيوية لا بد لها من احتياجات وإحتياطات معينة خاصة ومتشابهة لكي تكون ذات فعالية ودقة في القياس . لا بد أن تتضمن الطريقة الحية المرضية والمقيدة الخصائص التالية (١) التخصص (٢) الحساسية (٣) سهولة قياس ما يمكن الكشف عنه وذات استجابة سريعة نسبياً (٤) سهولة الإجراء والتحكم فيها (٥) خلو العينة النباتية من المادة المختبرة أو المواد التي تمت بصله لها ، وأى باحث مهتم بالهرمونات النباتية يعي

هذه الخصائص جيداً ، وسوف تكون هذه الخصائص أكثر وضوحاً عندما نتناول بالشرح بعض هذه الخصائص في هذا الفصل والفصول التالية .

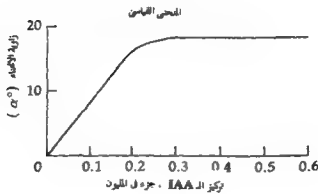
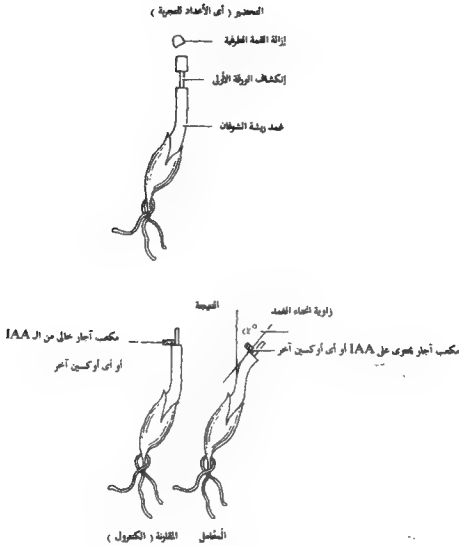
وبالرغم من أن العديد من طرق التقدير الحيوى للنشاط الأوكسينى قد أُخترعت منذ اكتشاف الأوكسينات إلا أن القليل منها ذو استخدام عام اليوم . وسوف نشرح باختصار أربع من طرق التقدير الحيوى التى تطبق فى دراسة الأوكسينات وهى : اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان *Avena coleptile curvature test* ، واختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان *Avena Coleoptile section test* ، واختبار انحناء ساق البسلة المشقوق *Split pea stem curvature test* ، واختبار تثبيط جذر نبات حب الرشاد^(١) *Cress root inhibition test* .

اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان *Avena Coleoptile Curvature Test*

طريقة اختبار انحناء غمد ريش الشوفان التى أظهرها وينت (65) Went هى الاختبار الحيوى الأول والأفضل الذى قاد إلى عزل ووصف خصائص الأوكسين (IAA) ومشتقاته (أنظر شكل ١٧ - ٢) . بسبب حساسية ودقة هذه الطريقة التى يعول عليها فإن الباحثين ما زالوا يستخدمون هذه الطريقة الحيوية بكثافة حتى اليوم وحتى بعد مرور ما يقترب من خمسين عاماً على اكتشافها .

يعتمد قياس نشاط الأوكسين باستخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان على دقة الانتقال القطبى السريع (أى من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية لمحور النبات) للأوكسين فى غمد ريشة الشوفان ، وبسبب هذه الخاصية (قطبية الانتقال) فإن الأوكسين يضاف أعلى قمة جانب واحد لغمد ريشة منزوعة القمة حيث ينتشر إلى أسفل فى هذا الجانب بسرعة ، وحيث أن الأوكسين لا ينتشر جانبياً بأى حال من الأحوال ، لذلك فيحدث اختلاف فى النمو بين جانبي غمد الريشة نتيجة لانتقال الأوكسين إلى أسفل فقط فى جانب واحد من هذا الغمد لذلك فيتسبب فى انحناء هذا الغمد الذى يتناسب فى حدود معينة مع كمية الأوكسين المضافة .

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية واسمه العلمى (*Lepidium sativa*) وقد يعرف فى مصر باسم حب الرشاد أو الكريس فى بعض الدول العربية أو الحارة فى البعض الآخر وهو نبات منزوع من النباتات الاقتصادية فى أوروبا وأمريكا وتستخدم بذراته بصفة خاصة فى السلطة. كلمة *Lepid-ium* يونانية تعنى ذو الحرفه الصغيره سبه إلى القرون - أما كلمة *sativa* فهي تعنى المزروع .



شكل ١٧ - ٢ : إختبار إحناء عمود ريشة الشوفان .

وخطوات اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان كما يأتي :

١ - إنبات بنور الشوفان وإثراء بادراتها في الظلام ، حيث يوجد إضعاف وتقليل في حساسية غمد الريشة للأوكسين عند تعرضها للضوء الأزرق ، والإستطالة المناسبة للسلامية الأولى ربما تقل وتنقص بتعريض البادرة بعد الإنبات يومين إلى ٢ إلى ٤ ساعات للضوء الأحمر .

٢ - يزال ١ مم^(١) من القمة الطرفية لغمد الريشة بعد وصول البادرات إلى طول يتراوح ما بين ١٥ إلى ٣٠ مم ، وبالتالي إزالة المصدر الطبيعي للأوكسين .

٣ - الإزالة الثانية لإثنين إلى ثلاثة ملليمترات^(٢) ضرورية بعد مدة ثلاث ساعات من الإزالة الأولى وذلك لإزالة الأنسجة التي تتجدد وتنتج الأوكسين .

٤ - الورقة الأولية الأولى والتي تظهر بعد الإزالة الثانية تجذب تبرق شديد وهذه الورقة لا بد أن تظهر ممتدة لقليل من الملليمترات خارجياً من غمد الريشة حيث تعمل كدعامة عمودية لمكعبات (بلوكات) الآجار التي توضع على غمد الريشة .

٥ - يوضع مكعب الآجار المحتوي على الأوكسين على جانب واحد في النهاية المقطوعة لغمد الريشة ، وسوف ينتقل الأوكسين إلى أسفل في جانب غمد الريشة الذي يحمل فوقه مكعب الآجار المحتوي على الأوكسين .

٦ - بعد تسعين دقيقة من الخطوة السابقة يعرض ظل البادرات إلى شريط من ورق البروميد^(٣) bromide paper ثم يصور وبالتالي يعطى للباحث تسجيل دائم للنتيجة .

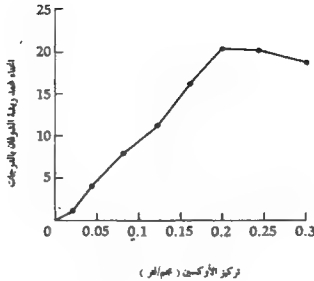
٧ - يقاس الانحناء^(٤) ويسجل بواسطة قياس الزاوية المحصورة بين الخط العمودي المرسوم والخط المرسوم والموازي للجزء المنحني من الغمد .

توجد علاقة خطية مستقيمة بين التركيز وكمية الانحناء من خلال مدى مجال معين لتركيزات ال IAA . كما هو واضح في شكل ١٧ - ٣ ، ومجال هذا المدى لل IAA يصل إلى الذروة المثلى optimum peak عند حوالي ٢،٢ ملليجرام/ لتر .

(١) يستخدم لذلك ميكروتوم خاص بسيط التركيب يحوى على شفرات حلقة عادية .

(٢) تم هذه العملية عادة بوضع البادرات على شريط فيلم حساس ثم يضاء فوقها بالضوء الأبيض لفترة زمنية بسيطة جداً فيسجل على ورق التصوير بعد تغميضها ظل البادرة .

(٣) قياس الانحناء يكون على ورق التصوير الذى سجل زاوية الانحناء في الخطوة السابقة ويمكن تكبير صورة ظل البادرة بمكبر التصوير العادى ورسم خطوط الزوايا المراد قياسها وبالطبع بدون تغيير في الزوايا ، كما توجد أجهزة خاصة لقياس هذه الزوايا مباشرة ذات دقة دقيقة .



شكل ١٧ - ٣ : إستجابة غمد ريشة الشوفان للزيادة في تركيز الـ IAA .

عن From F.W. Went and K.V.Thimann 1937, *Phytohormones*. New York: Macmillan;

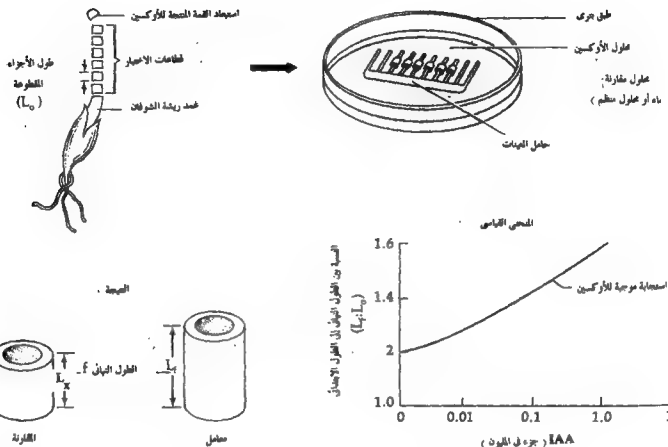
(١) اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile Sections Test

هذا الاختبار مبني على أساس قابلية الأوكسين في استحثاث استطالة الخلية (أنظر شكل ١٧ - ٤) ، ولا يُبنى هذا الاختبار على خاصية انتقال الأوكسين وبالتالي لا يوجد اختلاف في معدل النمو لجانب دون الآخر الذي ينشأ عن الأوكسين كما هو الحال في طريقة انحناء ريشة الشوفان .

أول من استخدم طريقة قطاعات غمد ريشة الشوفان هو بونر (7) Bonner في عام ١٩٣٣ ، ومنذ هذا التاريخ فقد شاع استخدام هذه الطريقة الحيوية على نطاق واسع

(١) قد يعرف هذا الاختبار أحياناً بإعصار النمو المستقيم لقطاعات غمد ريشة الشوفان Straight growth of

(المخطط) (الإعداد للصورة)



شكل ١٧ - ٤ : اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان . L_0 = طول القطاعات الطازجة المقطوعة (original length) L_x = طول القطاع غير المعامل بعد تعويمه في الماء طول فترة الاختبار ، L_f = طول القطاع المعامل بعد تعويمه في محلول الاختبار لفترة الاختبار .

Redrawn from L.J. Audus 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

نظراً لبساطتها ويسرية تطبيقها . وطريقة القطاعات هذه تقيس وتقدر تأثير منظمات النمو على مدى أوسع من التركيزات بخلاف الحال الموجود في اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان وبالإضافة إلى ذلك فإن طريقة القطاعات هذه لا تصطدم بعقبات إنتقال منظمات النمو كما هو الحال في طريقة الإنحناء ، حيث أن بعض منظمات النمو لا تنتقل في الحال كما هو حادث في أنلول حمض الخليك (IAA) ، وبالتالي لا يمكن استخدام طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان لمثل منظمات النمو هذه^(١) . إلا أن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان أكثر حساسية للتركيزات المنخفضة للأوكسين عن تلك التي توجد في اختبار

(١) بمعنى أدق فإن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان هي أنسب الطرق لتقدير الـ IAA فقط .

قطاعات غمد ريشة الشوفان وبالتالي فإن طريقة الانحناء أفضل في هذا الشأن خاصة في المستخلصات النباتية حيث توجد كميات قليلة جداً من الأوكسين ، ولإدراك وجود الأوكسين في هذه الحالات لابد من استخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان .

وخطوات إجراء اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان كالآتي :

١ - تنبت حبوب (ثمرة برة caryopsis) الشوفان لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف فيكتورى Victory) وإغماؤها في الظلام عند ٢٥° م ورطوبة نسبية حوالى ٨٥٪ ، ولا يسمح إلا بإضاءة حمراء ضعيفة في غرفة النمو .

٢ - وعندما يصل طول غمد الريشة إلى حوالى ٢٥ إلى ٣٠ م ، فتجمع البادرات ثم تزال القمة الطرفية لمسافة ٤ م ثم يُقطع باقى غمد الريشة إلى قطاعات طول كل منها من ٣ إلى ٥ م .

٣ - جميع القطاعات تغمس في ماء مقطر لمدة لا تقل عن ساعة ثم توزع عشوائياً إلى أطباق بترى تحتوى على ٢٠ سم^٢ من محلول الاختبار .

٤ - وبعد تحضينها لفترات ١٢ أو ٢٤ أو ٤٨ ساعة على درجة ٢٥° م فإن القطاعات تقاس باستخدام ميكروسكوب تشرىخ مزود بمنظار ذو تدرج دقيق خاص^(١) لو أن معدل النمو مناسب فإن ١٢ ساعة من التحضين كافية ، ولو أن النمو غير مناسب فيمكن أن تطول فترة التحضين إلى ٢٤ أو ٤٨ ساعة .

وجد أن استجابة قطاعات غمد ريشة الشوفان في هذا الاختبار تتناسب مباشرة إلى لوغاريتم تركيز منظم النمو المستخدم (أنظر علامة المنحنى مع الجرعات في شكل ١٧ - ٤) . هذه العلاقة عكس اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان التى فيها تتناسب الاستجابة للنمو مباشرة مع كمية الأوكسين المستخدم . وعلى ذلك فإن طريقة الانحناء أكثر حساسية ولكنها ترتبط بمدى تركيزات منخفضة .

اختبار انحناء ساق البسلة المنشقة Split Pea Stem Curvature Test

أول من وصف اختبار انحناء الساق المنشقة للبسلة هو وينت (67) Went في عام

(١) يمكن أن يستخدم هنا طريقة تسجيل النتائج باستخدام ورق التصوير الحساس لظل القطاعات كما هو الحال في تسجيل نتائج اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان .

١٩٣٤ وهذه الطريقة تعتمد على اختلاف الإستجابة للنمو كما هو الحال في اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان . يؤخذ قطاع من ساق بادرة البسلة لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف آلاسكا Alaska) ويشق طولياً ثم يعوم في محلول الإختبار . في بادى الأمر يحدث إنحناء سالب (أى إنحناء إلى الخارج) وذلك بسبب امتصاص خلايا القشرة الداخلية على السطح المقطوع للماء . وتستجيب خلايا البشرة للأوكسين حيث تستطيل الخلايا في الطول ولا يحدث زيادة في عرضها ، أما خلايا القشرة فإنها تستجيب للأوكسين حيث تنمو (تستطيل) عرضياً عن كونها تنمو (تستطيل) في الطول . وبالتالي بعد فترة التحضين ومع التركيز الفسيولوجي للأوكسين فينتج الإنحناء الموجب . ومع مدى معين فإن استجابة الأصناف المنشقة من الساق تتناسب تقريباً مع لوغاريتم تركيز الأوكسين المستخدم .

وخطوات إختبار انحناء الساق المنشقة للبسلة كما يأتى :

١ - تبت بذور البسلة وتنمو بادراتها في الظلام لمدة ثمانية أيام . تعرض البادرات لمدة ثلاث ساعات للضوء الأحمر يومياً لزيادة حساسيتها للأوكسين .

٢ - ثم تُجمع السيقان وتزال قمته ثم يُزال قطاع طوله حوالى ١ سم طولاً بين السلامة الثانية والثالثة وهو المستخدم في الاختبار .

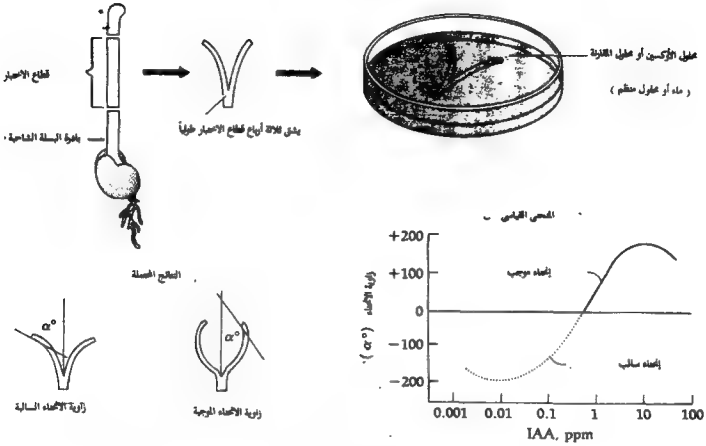
٣ - ثم يغمس القطاع في ماء مقطر لمدة ساعة لإزالة أى أوكسين طبيعى يمكن أن يوجد في قطاع الساق .

٤ - ثم يشق القطاع طولياً وبعمق ٧ سم ثم يوضع في طبق بترى محتوى على ٢٥ سم^٣ محلول الأوكسين ، وعادة ما يوضع من خمس إلى ست قطاعات في الطبق البترى في الطرق العادية .

٥ - بعد فترة التحضين التى تتراوح في حدود ست ساعات يسجل إنحناء قمة الساق المنشقة .

وكما هو الحال في اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان فإن انتقال الأوكسين لا يشترك في اختبار إنحناء ساق البسلة المنشقة ، وبالتالي فمنظمات النمو التى لا تنتقل بسهولة في الأنسجة النباتية يمكن قياسها بطريقة إنحناء ساق البسلة المنشقة .

المحيطور (الإعداد للقياس)



شكل ١٧ - ● : اختبار قطاعات ساق البسة المنشقة .

Redrawn from L.J. Audus, 1959, Plant Growth Substances, New York: Interscience Publishers.

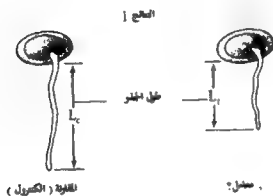
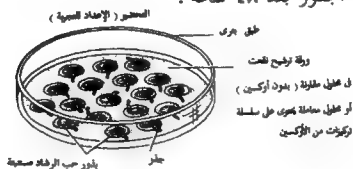
اختبار تثبيط جذر حب الرشاد Cress Root Inhibition Test

تعتبر الجنور أكثر حساسية للأوكسين عن الساق ، وفي الحقيقة فإن الجنور تُثبط بتركيزات الأوكسين والتي في العادة تشجع نمو الساق . إلا أنه عند التركيزات المنخفضة جداً من الأوكسين ربما يمكن استئالة نمو الجنر . وعلى ذلك فإن قيمة اختبار تثبيط جذر حب الرشاد (أنظر شكل ١٧ - ٦) يمكن في أن التركيزات المنخفضة للغاية من الأوكسين ، كذلك التي توجد في المستخلصات النباتية يمكن قياسها .

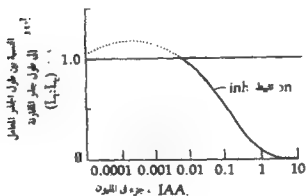
وخطوات اختبار تثبيط جذر حب الرشاد كالتالى :

١ - تعقم البنور ثم تُثبت على ورقة ترشيح مبللة بالماء .

- ٢ - وعندما يصل طول الجنور إلى الطول المناسب توضع في أطباق بترى محتوية على ١٥ سم^٣ من محلول الاختبار .
- ٣ - يقاس نمو الجنور بعد ٤٨ ساعة .



المحلي القيمي .



- شكل ١٧ - ٦ : اختبار تثبيط جذر حب الرشاد L_1 = طول جذر باذرة المقارنة في نهاية فترة الاختبار ،
- L_2 = طول جذر الباذرة المعاملة في نهاية فترة الاختبار .

يوجد العديد من طرق التقدير الحيوى الأخرى بعضها ذا استخدام خاص ومعين أما البعض الآن فهو ذات تطبيق عام ، إلا أن طرق التقدير الحيوى التى ذكرت هنا هى أكثرها استخداماً بصفة عامة . ومن الطرق الأربع التى ذكرت فإن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان أفضلها للتقديرات الكمية إلا أنها تختص بالمركبات التى تنتقل بسرعة بطريقة قطبية . أما فيما يختص باختبارات قطاعات غمد ريشة الشوفان وقطاعات ساق البسلة المنشقة فإنها تصلح تحت ظروف مدى واسع من التركيزات ، إلا أنهما لا يستخدمان للتقديرات الكمية للتركيزات المنخفضة من الأوكسين كذلك التى توجد فى المستخلصات النباتية . أما اختبار تثبيط جذر حب الرشاد فهو أكثر حساسية عن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان حيث أنه يمكن أن يبين التركيزات المنخفضة جداً وللغاية من الـ IAA . إلا أن الاختلافات البسيطة فى تركيزات الأوكسين لا يمكن إدراكها باختبار تثبيط الجذر حيث أن استجابتها ذات نسبية تقريبية للوغاريتم تركيز الأوكسين .

تعريفات Definitions

يوجد منذ اكتشاف وتحديد الخواص الكيميائية للأوكسين كميات واسعة جداً من الأبحاث فى حقل منظمات النمو النباتية . وهذا الكم الحائل من الأبحاث أوجدت عدداً من المركبات التركيب صناعية Synthetic بجانب المركبات الطبيعية natural compounds والمشابهة لأندول حمض الخليك (IAA) فى نشاطها الفسيولوجى . دعنا الآن نتناول بعض الاصطلاحات المرتبطة بمنظمات النمو فى النباتات . فى معظم الحالات تتشابه المركبات الصناعية مع الأوكسين الطبيعى . وأيضاً يوجد العديد من المركبات المكتشفة التى تمنع تأثير منظمات النمو . وبسبب عدد المركبات النشطة حيوياً المنتجة والتداخل فى الاصطلاحات التى يمكن أن تنشأ عنها ، فقد أدى ذلك إلى أن عهد إلى الجمعية الأمريكية للفسيولوجيين النباتيين American Society of Plant Physiologists أن تقترح التعريفات التالية (63) :

١ - **منظمات النبات Plant regulators** - هى مركبات عضوية غير المغذيات والتى بكميات صغيرة تشجع promote ، أو تثبط inhibit ، أو بمعنى آخر تحور modify العمليات الفسيولوجية فى النبات .

٢ - الهرمونات النباتية, plant hormones, or phytohormones - هي منظمات تنتجها النباتات ، والتي بكميات صغيرة تنظم العمليات الفسيولوجية النباتية . وتحرك الهرمونات عادة حركى النبات من أماكن إنتاجها إلى أماكن عملها .

٣ - منظمات النمو Growth regulators - أو مواد النمو growth substances - هي منظمات تؤثر على النمو .

٤ - هرمونات النمو growth hormones - هي تلك الهرمونات التي تنظم النمو .

٥ - منظمات التزهير Flowering regulators - هي منظمات تؤثر على الإزهار .

٦ - هرمونات التزهير Flowering hormones - هي الهرمونات التي تبدأ في إنشاء منشآت الأزهار أو تشجع إنمائها .

٧ - الأوكسين Auxin - هو تعبير عام للمركبات التي تتميز بقدرتها في استحثاث استطالة خلايا المجموع الخضري . والأوكسينات تشابه أندول - ٣ - حمض الخليك في الفعل الفسيولوجي . وربما لها تأثير بجانب الإستطالة وهذا حقيقى فعلاً ، إلا أن الاستطالة تعتبر الحد الفاصل والأساسى . وهى أحماض بصفة عامة لها أنوية حلقية غير مشبعة unsaturated cyclic nucleus أو مشتقات من هذه الأحماض .

٨ - مُولدات الأوكسين Auxin precursors - هي مركبات يمكن أن تتحول داخل النبات إلى الأوكسينات .

٩ - مضادات الأوكسينات Antiauxins - هي مركبات تثبط فعل الأوكسينات .

الأوكسينات الصناعية Synthetic Auxins

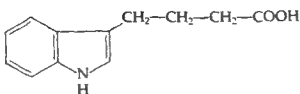
بمجرد اكتشاف النشاط الأوكسينى وعزل وتحديد صفات أندول حمض الخليك (IAA) فقد بدأ العلماء بأبحاث مكثفة على مركبات كيميائية مشابهة للـ IAA ولها نشاط أوكسينى . فقد أوجدت هذه البحوث مركبات عديدة جداً خلاف مشتقات الأندول ، مثل أندول - ٣ - حمض البيوتريك (73) indole-3- butyric acid ، وأندول - ٣ - حمض البروبيونيك indole - 3- propionic acid والتي أظهرت نشاط فسيولوجى مشابه للـ IAA . وقد خلق العلماء مركبات أخرى مشابهة في نشاطها (ولذلك فقد سميت بالأوكسينات) ولكنها ليست مشابهة في التركيب الكيميائى للـ IAA . ومن بين

هذه المركبات الأكثر شهرة في نشاطها هي الفا ويتا نفتالين حمض الخليك α -and β -naphthalene acetic acid ، والنافثوئيكسي حمض الخليك α -naphthor:yoacetic acid (30) ، وفينوكسي حمض الخليك Phenoxyacetic acid (72) ومشتقاتها (مثلاً : أمحاض كلوروفينوكسي Chlorophenoxy acids) وأمحاض البنزويك benzoic acids وحمض البكولينيك Picolinic acid (أنظر شكل ١٧ - ٧) . والعديد من هذه المركبات مبيدات حشائش (مبيدات عشبية) herbicides والتي تستخدم بنجاح في الزراعة الحديثة . وفي معظم الحالات فإن المركبات ذات النشاط الأوكسيني تحت التركيزات المنخفضة تصبح سامة نباتياً Phytotoxic تحت التركيزات المرتفعة نسبياً . وأول مبيدات الحشائش الاختيارية (الإنقادة) (selectve herbicides) المكتشفة والمستخدمه على نطاق واسع هي ٤,٢ ثنائي كلوروفينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxyactic acid ومشتقاته . هذه المركبات ذات فعالية أوكسينية عالية جداً .

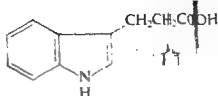
لم يكن قبل اكتشاف زيمرمان وهيتشكوك (72) Zimmerman and Hitchcock للنشاط الأوكسيني لفينوكسي: حمض الخليك فقد بدأت سلسلة من الأبحاث عن تأثير إحلل المجموعات المختلفة في الحلقة أو السلسلة الجانبية في الأوكسين وفعل الإبادة العشبية الذي قدر حق تقدير بحق . فقد وجد أن طبيعة مجموعات الإحلل ومكان الإحلل لها تأثير على نشاط المركب . ويمكننا أن نجد مثلاً جيداً لإحلل ذرة الكلورين في أوضاع مختلفة على حلقة الفينيل لفينوكسي حمض الخليك (أنظر شكل ١٧ - ٨) .

وبسبب الخاصية الاختيارية الإنقادة للمبيدات العشبية فإن أمحاض الفينوكسي حمض الخليك خاصة 2,4-D ، ٢ ، ٤ ، ٥ - ثلاثي كلورفينوكسي حمض الخليك (2,4,5-T) 2,4,5-Trichlorophenoxyactic acid قد استخدمت على نطاق تجارى واسع في الثلاثين عاماً المنصرمة . وقد تطورت بسبب احتمال فائدتها في الحرب الكيميائية . وفي الحقيقة فقد استخدمت خلال أوائل الستينات كمسقطات للأوراق defoliants . وهي ثابتة جداً ولا تخضع إلى التحلل في النباتات بواسطة نظام إنزيم أكسدة الـ IAA-oxidase (enzyme system) والذي عادة ما يسبب تحلل الـ (IAA) . وبالتالي فإن فينوكسي أمحاض الخليك لها تأثير نقاد على النباتات ذات الأوراق العريضة لنوات الفلقتين عند تركيزات منخفضة نسبياً . وبالرغم من أن صور مركباتها تحتوي على الأمحاض الحرة ، إلا أن الأملاح وأملاح الأمين هي أكثرها شيوعاً في التحضيرات الفعالة (لـ 2,4,5-T)

Indoles

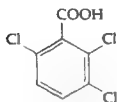


indole-3-butyric acid

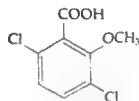


indole-3-propionic acid

Benzoic acids

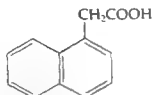


2,3,6-trichlorobenzoic acid

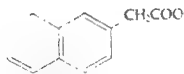


2-methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid (dicamba)

Naphthalene acids

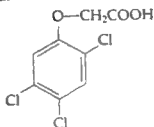


α-naphthalene acetic acid

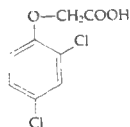


β-naphthalene acetic acid

Chlorophenoxy acids

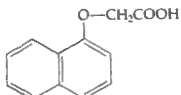


2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T)



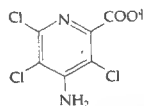
2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)

Naphthoxy acid



α-naphthoxyacetic acid

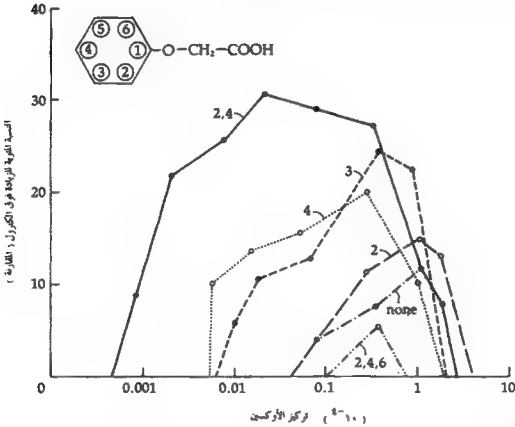
Picolinic acid



4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid (tordon or picloram)

Figure 17-7. Types of synthetic auxins.

حيث تتضمن عدداً من الاسترات (esters) . على سبيل المثال "agent orange" الذي استخدم في الحرب الفيتنامية كمُسَقِّط للأوراق ما هو إلا خليط فعال للحمض الخَضَر "هي 2,4-D وإسترات البيوتيل للـ 2,4,5-T (2,4,5-T) . إلا أن التفاعلات المستخدمة في تخليق الـ 2,4,5-T والفينولات الكلورينية الأخرى قد عُرفت كمصادر محتملة لمركبات ثانوية عديدة مثل الكلورودي أو كسينات والضارة للإنسان والحيوانات الأخرى . ومن المركبات الجانبية الثانوية على وجه الخصوص 2,3,7,8- tetrachlorodibenzo- para-dioxin (TCDD) وهي أكثر المواد المعروفة سمية .

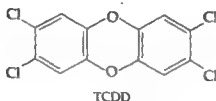


شكل ١٧ - ٨ : تأثير التركيزات المختلفة من مركبات الفينوكسي الكلورينية لحمض الخليك على إختبار قطاعات الشوفان . والأرقام المسجلة على المنحنيات تمثل وضع الكلورين المُستبدل على حلقة الفينيل

عن : From R.M. Muir et al 1949. Plant Physiol. 24:359.

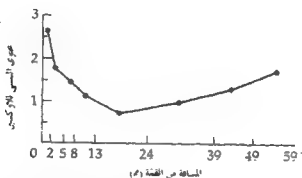
(١) هذا الاسم يعنى عرياً « عامل الارتفاع » وهو اسم مستعار للمواد الفعالة التي ذكرت والمجندات لها بصفة عامة هي إحدى أنواع الحرب الكيميائية التي تقضى على الزرع .

ومن المحتمل وجود مثل هذه المركبات في تخضيرات فينوكسى حمض الخليك ولذلك
١ - إته العظمى^(١) . ولقد لخص موور (41) Moore تقييم وتنظيم الـ 2,4-D و 2,4,5 T .



توزيع الأوكسين في النبات Distribution of Auxin in the Plant

توجد أعلى تركيزات الأوكسين في القمة النامية للنبات ، وهذا يعنى أن أعلى التركيزات توجد في قمة غمد الريشة ، وفي البراعم وفي القمم النامية للسيقان والأوراق الحديثة النامية والجنور . كما وجد أيضاً أن الأوكسين ينتشر ويتوزع باتساع خلال النبات وبدون شك من خلال انتقاله من المناطق المرستيمية كما هو مبين بواسطة ثيمان



شكل ١٧ - ٩ : توزيع الأوكسين في بادرات الشوفان طلائياً *etulated Avena seedlings* .

From K.V. Thimann. 1934. J.Gen. Physiol. 18:23. Redrawn from A.C.Leopold. 1955. Auxins and Plant Growth. Los Angeles: University of California Press.

(١) وعلى ضوء ذلك فقد بطل استخدام مثل هذه المبيدات العشبية في المزارع الأوروبية والأمريكية نظراً
جود مركبات ثانوية عديدة سامة جداً للإنسان والحيوان في مثل هذه المبيدات العشبية كشوائب .

(59) Thimann . وفي تقديره محتوى الأوكسين فى المناطق المختلفة لبادرة الشوفان (أنظر شكل ١٧ - ٩) فإن تركيز الأوكسين يتناقص باستمرار من القمة إلى قاعدة غمد الريشة كلما ابتعدنا عن القمة فى اتجاه القاعدة ، وأعلى محتوى يوجد فى القمة وأقل كمية توجد عند القاعدة ، ثم تستمر من قاعدة غمد الريشة على طول الجذر ، فقد وجدنا زيادة مطردة من المحتوى الأوكسينى حتى تصل إلى ذروتها عند قمة الجذر . وتركيز الأوكسين التى توجد عند قمة الجذر بالرغم من ذلك تقترب من التركيز الموجود فى قمة غمد الريشة . ومنذ الأبحاث المبكرة لثيمان فقد أجريت عديد من الدراسات على توزيع الأوكسين (64, 61) قد أثبتت وجود انتشار الأوكسين الواسع فى النبات .

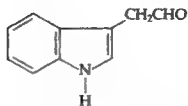
الأوكسين الحر ونقيضه المرتبط Free Versus Bound Auxin

يوجد نوعان عامان من الأوكسينات فى النباتات ، الحرة والمرتبطة . تتضمن الأوكسينات الحرة تلك الأوكسينات القابلة للإنتشار ، والتى تتحرك خارجة من النسيج فى الحال (على سبيل المثال الأوكسينات التى تنتشر خارجة من قمة غمد الريشة إلى الآجار) ، وتلك الأوكسينات التى يمكن استخلاصها فى المذيبات المختلفة (على سبيل المثال داي إيثيل إيثر (diethyl ether) عند درجة صفر إلى ٥ م°) . وعلى النقيض ، الأوكسينات المرتبطة هى تلك الأوكسينات التى تتحرر (تنطلق) من الأنسجة النباتية بعد تعرضها إما للتحلل المائى hydrolysis أو بالتحلل الذاتى autolysis أو التحلل الإنزيمى enzymolysis . على سبيل المثال تسخين أوراق السباغ فى محلول قلوئى ضعيف أو معاملتها بالإنزيمات المحللة مائياً للبروتين (حيث يمكن أن يرتبط الأوكسين) تعطى كمية أكبر من الأوكسين عن تلك التى توجد فقط بالاستخلاص المباشر عند اتباع الطريقة العادية .

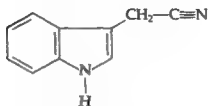
المركبات الأندولية الحرة خلاف الـ (IAA)

Free Indole Compounds Other Than IAA

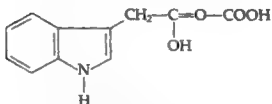
أكثر المركبات الأندولية الحرة السائدة خلاف الـ IAA التى توجد فى مختلف النباتات - هى أندول - ٣ - أسيتالدهيد Indole-3- acetaldehyde وأندول - ٣ - حمض البيروفيك Indole-3- pyruvic acid ، وأندول - ٣ - أسيتونيتريل Indole-3- acetonitrile ، وأندول - ٣ - إيثانول Indole-3- ethanol ، والتركيب الكميات لهذه المركبات موضع فيما يلى



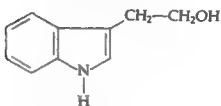
indole-3-acetaldehyde (IAALD)



indole-3-acetonitrile (IAN)



indole-3-pyruvic acid



indole-3-ethanol

بالرغم من أن الباحثين قد عزلوا جميع هذه المركبات من النبات ، إلا أن معظم الدراسات تؤكد فكرة أن جميعها تتحول إلى IAA وجميعها غير ذى نشاط حيوى . على سبيل المثال إنزيم الدهيد دى هيدروجينيز aldehyde dehydrogenase هذا الإنزيم الذى يحفز تحول IAALD إلى IAA نشط فى الأنسجة التى وجد فيها الباحثون IAALD . وبالمثل فقد وجد IAN فى كلاً من العائلة الصليبية والعائلة النجيلية التى يصاحبه فيها إنزيم نيتريلاز nitrilas الذى يشترك فى تحويل IAN إلى IAA ، وبالتالى فإن هذه الحالات المتماثلة فى لدى من النباتات يدل على أن الـ IAA هو الأوكسين الحار النشاط الأعظم فى النباتات ، بوق ذلك فإن الصور الحرة للأوكسين تستخدم بواسطة النبات فى عمليات النمو . بعض

الأوكسينات الصناعية (كيميائيات لا توجد طبيعياً) النشطة ظاهرياً على ما يبدو تظل على الأقل جزئياً حرة عندما تمتص بواسطة النباتات . وربما مع ذلك تصبح مرتبطة أو تصبح غير سامة^(١) .

الأوكسينات المرتبطة Bound Auxins

بعض الأوكسينات ترتبط مع مركبات الخلية والتي لا تسمح بسهولة استخلاص الأوكسين . والأوكسينات المرتبطة تمثل صور احتياطية أو مخزونة أو صور غير سامة . والمنتجات غير السامة غير نشطة بالتالي . وهي عادة ما تتكون من ال IAA الزائد أو من المستويات العالية من الأوكسينات الصناعية والتي ربما تضاف إلى الأنسجة النباتية . وإسترات جلوكوسيل الأوكسين Auxin glucosyl esters السائدة في البذور هي من الأمثلة الأولية للأوكسينات المرتبطة الغير نشطة وحتى يتم انطلاق ال IAA بالإنزيمات .

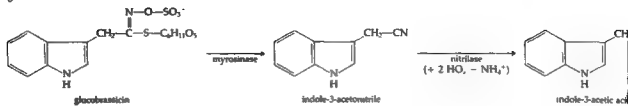
معقدات « الأوكسين - حمض أميني auxin- amino acid » أو معقداته البروتينية والأسكروبيجين ascorbigen والجلوكوبراسيسين glucobrassicin والتي وجدت في نباتات العائلة الصليبية cruciferae (العائلة الخردلية^(٢) Brassicaceae) ربما تكون منتجات موقوفة السمية (لا سمية لها^(٣) detoxification) . وبالمثل بعض الأوكسينات الصناعية ربما ترتبط كمعقدات مع الأحماض الأمينية (والشائع الارتباط مع حمض الأسيريك والجلوتاميك) وإسترات الجليكوسيل . وأكثر السكريات الشائعة ارتباطاً تتضمن الجلوكوز والأرابينوز (وأيضاً الإينوزيتول inositol وكحولات سكرية أخرى ربما تكون معقدات مع مختلف الأوكسينات (أنظر شكل ١٧ - ١٠) .

(١) السمية هنا نسبة حيث تُستخدم كميات ضئيلة .

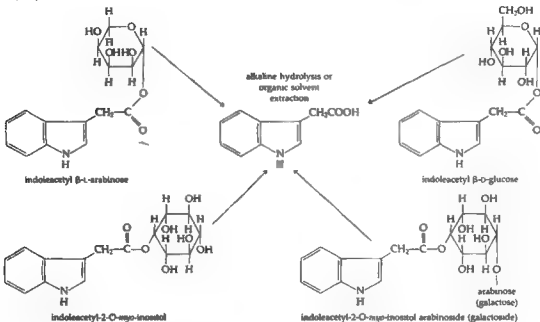
(٢) تم تغيير إسم العائلة الصليبية حالياً إلى العائلة الخردلية ضمن تغيير بعض أسماء العائلات النباتية التي لا ينتمي إسمها إلى أشهر جنس فيها ، وأشهر أجناس العائلة الصليبية القديمة التسمية هو جنس (Brassica) أى جنس الخردل لذلك فتمشياً مع تغيير هذا الإسم نرى تسميتها عربياً بالعائلة الخردلية .

(٣) الكثير من الأوكسينات خاصة الأوكسينات الصناعية تُستخدم كمبيدات حشائش أى لها تأثير سام وحتى الأوكسين الطبيعي إذا زاد تركيزه يكون ذو تأثير سام لذلك وجب التحويه هنا .

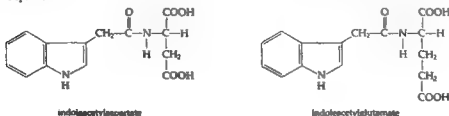
Thioglucosinamide



Glycosyl esters



IAA Peptides



شكل ١٧ - ١٠ : صور الأوكسين المرتبطة .

التمثيل الحيوي لأندول - ٣ - حمض الخليك Indole-3-Acetic Acid Biosynthesis

في السنوات الأولى من دراسة الأوكسين ، وجد بونر (6) Bonner أن عفن فطر الريزوبس (*Rizopus suinus*) ، والذي كان في هذا الوقت من أفضل مصادر الحصول على الأوكسين الطبيعي ، يزيد من خروج الأوكسين الطبيعي لو نُمِيَ في بيئة تحتوي على البيتون. هذه

الزيادة في الإمداد بالأكسجين بدون أدنى شك تحدث خلال أكسدة الأحماض الأمينية للبيتون . وبعد ثلاث سنوات ، وجد ثيمان (60) Thimann أن هذا العفن يمكن أن يحول الحمض الأميني تربتوفان Tryptophan إلى IAA . وحتى اليوم يعتبر التربتوفان المنشأ الأول للـ IAA في النبات .

وتتميل الأكسين خلال طرق الفصل الطويلة يعتبر مصدراً للمخطأ في الأبحاث الأولى للـ IAA . فقد وجد الباحثون أن غليان العينات النباتية (25) أو الاستخلاص تحت درجات الحرارة المنخفضة (70) لها تأثير محدد في تخليق الـ IAA . هذه الاكتشافات أعطت تأكيداً للافتراض الذي نادى به سكوج وثمان (57) Skoog and Thimann أن إنتاج الأكسين ما هو إلا عملية إنزيمية . وفي النهاية قد استخلص نظام إنزيمي يستطيع تحويل التربتوفان إلى IAA بواسطة ويلدمان وفيري وبونر (69) Wildman, Ferri, and Bonner من أوراق السباخ . والإنزيمات المصاحبة لتحويل التربتوفان إلى IAA في غمد ريشة الشوفان لها نفس توزيع الـ IAA . فهذه الإنزيمات لها كميات كبرى عند القمة ثم يتناقص تركيزها باطراد في اتجاه القاعدة .

شكل ١٧ - ١١ يوضح سلسلة التخليق الحيوي والتي فيها يتحول التربتوفان إلى IAA . وجد جوردون ونيفا (23) Gordon and Nieva لو أن أقراص الورقة أو المستخلص الخام لأوراق الأناناس pineapple حُضنت مع التربتوفان أو التربتامين أو أندول حمض البيروفيك فيكون الـ IAA . وقد اقترحا أن الـ IAA يمكن أن يتكون من التربتوفان خلال طريقين مختلفين : أولهما من خلال نزع مجموعة الأمين deamination من التربتوفان حيث يتكون أندول حمض البيروفيك حيث يتبع ذلك نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من أندول حمض البيروفيك حيث يتكون أندول أسيتالدهيد ، أما الطريق الثاني فيبدأ أولاً بنزع مجموعة الكربوكسيل من التربتوفان حيث يتكون التربتامين ثم يتبع ذلك نزع مجموعة الأمين من التربتامين حيث يتكون أندول أسيتالدهيد . في كلا الطريقين يكون الناتج النهائي لهذه الخطوات هو أندول أسيتالدهيد ، وبالتالي لا بد أن يعتبر هذا المركب هو المركب الوسطي المولد (Precursor) للـ IAA في النباتات . إحدى أو كلا الطريقين قد اكتشفا في عديد من المادة النباتية (36, 42, 45) . سجل شيرون (53) Sherwin في بادرات الخيار Cucumber وجود إنزيم نزع الكربوكسيل التربتوفاني Tryptophan decarboxylase ، ذلك الإنزيم الذي يساعد على تحويل التربتوفان إلى التربتامين tryptamine في هذه النباتات ، وبالإضافة إلى ذلك فقد اكتشف نشاط

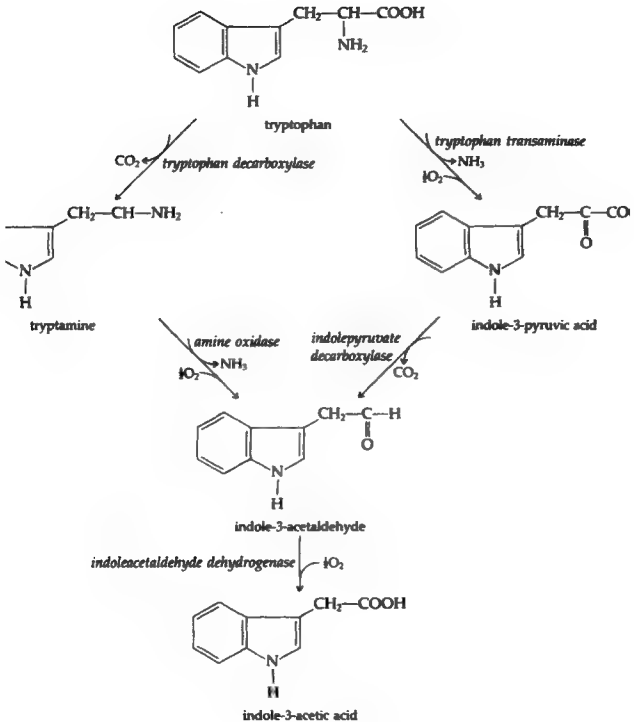
إنزيم نقل الأمين التربوفاني في عديد من الأنواع النباتية بواسطة ترويلسن Truelsen (62) . يعتقد أن أندول حمض البيروفيك ينشأ من التربوفان عن طريق نقل الأمين . ثم يتأكسد أندول أسيتالدهيد في الحال لتكوين الـ IAA . هذا وقد أوضحت أبحاث الباحثون التي استخدم فيها تحضيرات إنزيمية خام من مصادر نباتية مختلفة حدوث هذه التحولات المختلفة .

توجد اقتراحات استمرت لعدة سنوات مؤداها أن التربوفان ليس هو منشئ حلقة الأندول للـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فإن تكوين الـ IAA (الموضحة في شكل ١٧ - ١١) معترض عليها ومشكوك فيها وذلك لاحتمال حدوث تلوث بالبكتريا المنتجة للـ IAA المصاحبة لهذه النباتات تحت الظروف التجريبية . إلا أن احتمال التلوث البكتيري والذي يترتب عليه احتمال إعطاء نتائج مضللة قد تم السيطرة عليه باستخدام الطرق التجريبية الحديثة ، والتي فيها تعامل النباتات بالمضادات الحيوية أو إعطاء تلك النباتات معقمة ، وتحت هذه الظروف المستخدمة ما زالت تلك النباتات تحول التربوفان إلى الـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فالإنزيمات الموضحة في شكل ١٧ - ١١ يمكن استخلاصها من النباتات النامية المعقمة واستخدامها في المعمل بعيداً عن النبات في تحويل التربوفان في أنابيب الاختبار إلى الـ IAA .

والوجود الطبيعي لأندول - ٣ - أسيتونتريل (IAN) في بعض النباتات قد رجح طريق آخر للتخليق الحيوي للأوكسين ، ففي بعض الأنواع النباتية فإن IAN اللاأوكسيني النشاط يمكن أن يتحول في الحال إلى IAA في وجود إنزيم نيتريلاز Nitrilase . وبالإضافة إلى ذلك التكوين الكيميوحيوي للأوكسين في البنور النابتة فيمكن أن يختلف عن ذلك في الأوراق وقمم أعواد الريشة والمناطق النامية الأخرى للنبات . وبالرغم من ذلك ما لم يحسم هذا التضارب بتجارب جديدة إضافية لهذا الاختلاف فإن الطريق الموضح في شكل ١٧ - ١١ هو أفضل الملاحظات المتاحة اليوم للتمثيل الحيوي للأوكسين .

انتقال الأوكسين Auxin Transport

التجارب التي أجراها كلاً من دارون Darwin وبويزن جنسن Boysen-Jensen والتي وضحت تحرك المحفز (الأوكسين) النشط من قمة غمد الريشة إلى قاعدتها ، أدت إلى

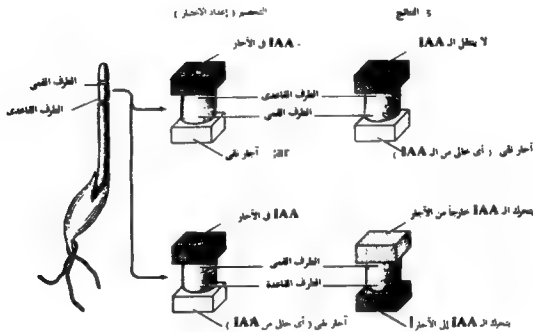


شكل ١٧ - ١١ : طرق تمثيل الأوكسين من التربتوفان .

افترض الباحثون الآخرون بأن انتقال هذا المحفز يكون قطبياً Polar . والتجارب المبكرة التي قام بها كلاً من وينت (67) Went وباير (4) Bayer أكدت هذه الخاصية ولقد استمر الاعتقاد لعدة سنوات تالية أن انتقال الأوكسين في النبات قطبي مُطلق . وقد اعتقد الباحثون أن هذا الانتقال قاعدي الطراز basipetal fashion وهذا يعني أن انتقال الأوكسين

يتم من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية (أنظر شكل ١٧ - ١٢) . وقد دلت الأبحاث الأولى على الحركة في النبات plant movements (الانتحاءات) أيضاً على وجود التحرك الجانبي lateral movements .

وبالرغم من أن الحركة القاعدية تبدو سائدة في غمد الريشة وبعض السيقان إلا أن جاكوبس (31) Jacobs وجد في قطاعات ساق الكوليوس Coleus stem أن نسبة الانتقال القاعدى إلى الانتقال القمى acropetal (من القاعدة المورفولوجية إلى القمة المورفولوجية) لانتقال الأوكسين هي ٣ : ١ على التوالي . وبالرغم من أن الانتقال إلى القمة هو فقط ثلث نظيره للانتقال القاعدى إلا أن هذا الانتقال حقيقة ومؤثراً .



شكل ١٧ - ١٢ : الانتقال القمى القاعدى (basipetal polar) لـ IAA في قطاعات غمد الريشة .

انتقال الأوكسين في المجموع الجذرى أيضاً قطعى . إلا أن الانتقال في الجنور لا يشبه ذلك في المجموع الخضرى ، فهو أساساً انتقال قمى . أظهرت أبحاث سكوت (52) Scott ملاحظات مرضية عن سيادة الحركة القمية للأوكسين في الجنور ، تلك

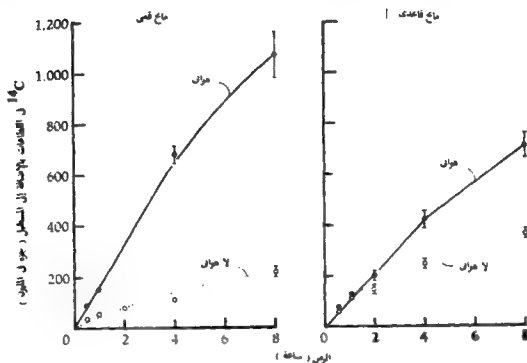
الظاهرة التي بدون أدنى شك لها تأثير فعال في ميكانيكية نقل الأوكسين في الانتحاء الأرضي للجنود وأيضاً بعض الأوكسين الذي ينتج في الأوراق ينتقل عبر أنسجة اللحاء إلى الأجزاء الأخرى للنبات ، هذا الطراز من الانتقال بالتأكيد غير قطعي . في النهاية وفي عدد من الدراسات أوضح جولد سميث (20, 21) Goldsmith جلياً أن حركة الأوكسين قمية كما أنها أيضاً قاعدية ، إلا أن الحركة القاعدية من المرجح أنها الطراز السائد .

يحدث انتقال الأوكسين في أنسجة النبات بمعدلات عالية لدرجة استبعاد الإنبشار كيميائية رئيسية لهذا الانتقال ، كما أن هناك سبب آخر لاستبعاد الإنبشار هي تلك الحقيقة أن الأوكسين في النبات يمكن أن يتحرك ضد تدرج التركيز . سرعة انتقال الأوكسين تختلف باختلاف طرز النباتات المدروسة والظروف التي تقع تحتها ظروف التجارب . لاحظ الباحثون (46, 47, 49) معدلات سرعة تتراوح بين ٦,٤ م/ ساعة إلى ٢٦ م/ ساعة . في حالة الإضافة الخارجية للأوكسينات إلى لحاء وخشب النباتات فإن سرعات الانتقال تكون عالية لتصل من ٤٠ إلى ٦٠ م/ ساعة حيث يكون الانتقال في هذه الحالة لا قطعيّاً .

الانتقال القطبي للأوكسين يبدو أنه يحتاج إلى الطاقة الأيضية . فالظروف اللاهوائية (43) أو المثبطات الأيضية (43) في العادة تثبط انتقال الأوكسين . وكما هو متوقع من الظواهر التي يحكمها الأيض ، فإن الانتقال القطبي يحتاج إلى الأوكسجين ، وهو حساس للحرارة ويمكن أن يأخذ طريقه ضد تدرج التركيز . معظم الأوكسين الموجود في قطاعات غمد ريشة الشوفان يبدو أنه يأخذ طريقه في واحد من طريقتين ، الطريق الأول يعتمد على الطاقة الأيضية والطريق الآخر خلال الانتشار (20, 21) .

يحدث التحرك القاعدي في قطاعات الشوفان نتيجة لكلاً من الانتشار والانتقال الأيضي metabolic transport ، أما التحرك القمي فيتركز فقط على الانتشار . ويمكن لنا أن نوضح هذه الظاهرة بمقارنة انتقال الأوكسين في القطاعات تحت الظروف الهوائية واللاهوائية . لو وضعنا القطاعات الأسطوانية لغمد ريشة الشوفان بين بلوكين من الآجار حيث يعمل البلوك العلوي كمعطى أو كمانع للأوكسين (وهو بالطبع يحتوي على أوكسين) ، أما البلوك القاعدي فيعمل كمتقبل للأوكسين (وهو عبارة عن آجار نقي لا يحتوي على أوكسين) ، فإنه يمكننا بوضوح أن نلاحظ الانتقال القاعدي (وذلك بالطبع يحدث تحت الظروف الهوائية أي في وجود الأوكسجين) . إلا أننا إذا أجرينا التجربة السابقة تحت الظروف اللاهوائية فلا يستمر الانتقال القطبي طويلاً ،

وجميع تحرك وانتقال الأوكسين يقع تحت تأثير الانتشار السالب (20) . شكل ١٧ - ١٣ يوضح مقارنة بين الانتقال القاعدي والانتقال القمي تحت تأثير الظروف الهوائية والظروف اللاهوائية . لاحظ أنه تحت الظروف اللاهوائية فإن التحرك القاعدي لا يختلف كثيراً عن التحرك القمي . وأيضاً الانتقال القمي للأوكسين في أغصان الريشة والمجموع الخضرى يبدو أنه يرجع إلى الانتشار وبالتالي فهذا الانتقال لا أبيضى .



شكل ١٧ - ١٣ : مقارنة بين الظروف الهوائية واللاهوائية على الكمية الكلية التى تحصل عليها قطاعات من غمد ريشة الشوفان وذلك سواء من ماغ قمي أو ماغ قاعدى يحوى على أنسول حمض الخليك (IAA) ذو كبروكسيل مُعلَّم بالكربون ١٤ الصُّنع (^{14}C) (تركيزه 10^{-6} M)

From M.H.M. Goldsmith 1966, Plant Physiol 41:15.

والميكانيكية الحقيقية المسئولة عن انتقال الأوكسين ما زالت غير معروفة . اقترح عديد من الباحثين في الماضى أن اختلاف الجهود الكهربائية بين قمة وقاعدة غمد الريشة يتحكم في انتقال الأوكسين (40, 51) . يعتبر وينت Went أول من اقترح أن الاستجابة الانتحالية لا بد أن تتسبب عن الاختلاف في الجهد الكرى . وطبقاً لهذه النظرية فإن قاعدة غمد ريشة الشوفان ذات كهربية موجبة أكثر *more electropositive* عن القمة ، والجانب المظلم في حالة الإضاءة الجانبية لغمد الريشة ذا كهربية موجبة أكثر عن الجانب

المضاء لهذا الغمد ، وفي الغمد الموضوع أفقياً فإن الجانب السفلى أكثر إيجابية كهربية عن الجانب العلوى . وفي كل من هذه الحالات والأوضاع فإن انتقال الأوكسين يكون ناحية وفي اتجاه الشحنات الموجبة الأعلى . والاعتراض القوى على هذه النظرية والذي يهدمها من أساسها ، هو أنه عند تعريض غمد الريشة ل مجال كهربي خارجي فإن الإنتحاء الابتدائي يكون في اتجاه وناحية القطب الموجب للشحنات الخارجية المضافة (51) ، وهذه الحركة عكس اتجاه حركة الانتحاء الطبيعي ، والذي يكون في اتجاه جانب الشحنات السالبة . كما تدل أيضاً الملاحظات الحديثة أن انحدار تدرج الجهد الكهربي في أنسجة غمد الريشة بعد محفز انتحاء ضوئي أو انتحاء أرضي مناسب يبدو أنه يزداد كنتيجة لهجرة الأوكسين إلى مكان في النسيج أكثر من ذلك قبل الهجرة . وبالتالي فإن الأوكسين نفسه يبدو أنه يشجع اختلاف الشحنات . إلا أن إحدى الأفكار الماكرة تلك التي اقترحها سكوت (52) Scott وتبين هذه الفكرة في أن امتزاج تغيرات نفاذية الغشاء والمجال الكهربي الذي يُحفز بفعل الأوكسين تدفع الأوكسين المُنتقل إلى أسفل غمد الريشة .

اقترح ليوبولد وهال (38) Leopold and Hall أن الانتقال القطبي للأوكسين في أغصان الريشة يرجع إلى إفراز الأوكسين من النهاية القاعدية للخلية . وقد حسبوا وقدرنا صافي كمية الأوكسين المتحركة قاعدياً خلال ركن خلية غمد الريشة يزيد عن ذلك للتحرك القمي بـ ٣٪ ، وبالتالي بعد التحرك لمسافة ٤ مم (حوالي ٣٠ خلية) للنسيج فإن الأوكسين الذي يوجد في النهاية القاعدية ، أو المستقبل (مثلاً بلوك الآجار) لا بد أن تكون ٥٤ ضعف ذلك الموجود في نهاية القمة . وتحت نفس هذه الظروف لو أن ٥٢,٥٪ للأوكسين الكلي قد أفرزت من نهاية القاعدة لكل خلية في ترتيب قائمة ١٠٠ خلية وبالتالي أكثر من ١٠٠٠٠ مرة أكثر من الأوكسين لا بد أن تراكم في نهاية القاعدة عن ذلك في نهاية القمة (في اتجاه القمة) لهذه القائمة .

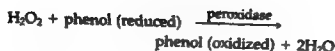
والتأمل والتفكير الذي عاش في أن الـ IAA ربما ينتقل عبر الغشاء في نهاية قاعدة الخلية وذلك عن طريق تكوين معقد مع حامل متخصص موجود في الغشاء . وبعد التحرك في اتجاه الخارج فإن الـ IAA ينطلق ويتحرك بحرية إلى الخلية التالية . وبالتالي فإن اتجاه انتقال الأوكسين ربما يتحدد بمكان الحامل وخاصة إذا كان الغشاء الخلوي العلوي لا يحتوي على الحامل وأيضاً إذا كانت خواص النفاذية تفضل ولا تعيق مرور الـ IAA فقط في اتجاه القمة . وتحتاج دراسة انتقال الأوكسين إلى ملاحظات مباشرة وكفا لهذه التخمينات .

هدم وإتلاف الأوكسين Destruction of Auxin

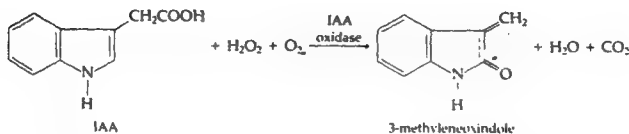
بمجرد إنتاج الأوكسين فإن الجزء المستخدم Compartmentalization (حر أو مرتبط) والانتقال transport والاستخدام utilization للأوكسين غاية في الأهمية لنمو النبات ، وعدم تنشيط أو فعالية الأوكسين تتسلى بالتأكيد مع تنظيم وتعديل التشكل الخارجى للنبات . والأوكسين هام في وجوده أو عدم وجوده لحالات النمو الخضري Vegetative growth والنمو التكاثرى reproductive growth كما يغير صفات (aging) الأنسجة النباتية .

أُجريت أبحاث عديدة على ميكانيكيات تنشيط نشاط الأوكسين . ويوجد أسلوبان لإتلاف الـ IAA في النباتات والتي تبدو أنها سائدة وهما : (١) الأكسدة الإنزيمية enzymatic oxidation (٢) والأكسدة الضوئية photooxidation . في عام ١٩٤٧ عزل تانج وبونر (58) Tang and Bonner إنزيم يصاحب أكسدة الـ IAA ويسمى هذا النظام الإنزيمى أندول حمض الخليك أكسيديز IAA oxidase وهو السبب الرئيسى لإختفاء الهرمون النباقي في النبات . يبدو أن إنزيم أكسيديز الـ IAA شائع الوجود في النباتات ، فقد عزل من مصادر نباتية متعددة (9, 18, 19) . وكما هو الحال دائماً فإن الباحثين يميلون دائماً إلى دراسة نظاماً معيناً بالتفصيل أكثر من النظم الأخرى ، وفي هذه الحالة فإن التركيز كان على إنزيم أكسدة الـ IAA في السويقات الجنينية العليا للنباتة ذات الشحوب الظلامى الاستطال etiolated pea epicotyls .

أكسدة الـ IAA في السويقات الجنينية العليا للنباتة يبدو أنها تُحفز بالبير أكسيديز peroxidase والذي فيه يستهلك مول واحد من O_2 (وبالتالي أتمد الاسم أو أكسيديز oxidase) وحيث ينطلق CO_2 لكل مول من الـ IAA الذى يتم إبطال نشاطه . والبروتين الفلافينى Flavin protein المتلازم للإرتباط بالبير أكسيديز يظهر أنه لازم لتوليد فوق أكسيد الأيدروجين hydrogen peroxide اللازم للتفاعل . وفكرة تولّد فوق أكسيد الأيدروجين تحت الظروف الحية النباتية قد رجحها في الأصل كلاً من جالستون وبونر وباكر (17) Galston, Bonner and Baker في عام ١٩٥٣ ، ويظهر أنها قد أُيدت بالعديد من الملاحظات التي تدفقت وأيدت هذه الفكرة . ونشاط البير أكسيديز يماثل أكسدة الفينولات Phenols بالـ H_2O_2 كمكسب للإلكترون طبقاً للتفاعل التالى :



والفرق الأساسي بين نشاط البيروكسيديز والأوكسيديز هو أن تفاعل البيروكسيديز لا يحتاج إلى أوكسجين مُضاف . إلا أنه في تكسير الـ IAA فإن الإنزيم الذي يظهر نشاط البيروكسيديز يعمل أيضاً كالأوكسيديز ويستهلك الأوكسجين في التفاعل . وخطوات تفاعل إتلاف الـ IAA بواسطة الأوكسيديز يمكن تلخيصها كما هو موضح في التفاعل التالي :



والنواتج النهائية الرئيسية لإتلاف الأوكسين هي ٣ ميثيلين أوكسي أندول (3-methyleneoxindol) أو أندول الدهيد indolealdehyde ، والإنتاج النسي لكل منهما ربما يختلف من نظام لآخر . وتفاعل بعض النظم يحتاج لأيونات Mn^{+2} وعامل فينولي مثل 2,4-dichlorophenol .

أوضحت الدراسات المبكرة إختلاف واتساع مدى الـ pH الأمثل للإنزيمات المتحصل عليها من مصادر نباتية مختلفة مما يرجح وجود صور متعددة إنزيمية ، تلك الحقيقة التي عُرِفَت الآن من دراسات الفصل الكهربائي (electrophoresis) على إنزيمات أكسيديزات الـ IAA ، قد عرفت منتجات طبيعية وكميائية معينة بتثبيط ومنع تفاعلات أكسدة الـ IAA ، وهي تتضمن حمض الكلوروجينيك Chlorogenic acid ، وحمض الكافيك (Caffeic acid) ، وسكوبوليتين Scopoletin ، وحمض الفيروليك ferulic acid (71) والتثبيط الناشئ عن حمض الكلوروجينيك وحمض الكافيك يمكن إنعكاسه (إيقافه) بإضافة الـ H_2O_2 ، وبالتالي يرجح أن هذه المثبطات تشترك في ميكانيكية تولد فوق أكسيد الأيدروجين .

(١) إحدى طرق الفصل الحديثة للبروتينات وقد تعرف عنها بالإلكتروفوريسيس

(٢) موجود هذا الحمض في البن وبذلك إشغل الإسم من البن .

مغزى أهمية أكسيداز ال IAA للنمو Significance of IAA Oxidase to Growth

في عام ١٩٥٤ قاس جالستون ودالبرج (18) Galston and Dalberg نشاط إنزيم أكسدة ال IAA واستجابة النمو لبادرات بسلة عمرها من ٧ إلى ٨ أيام ذات شحوب ظلامى استطالى . وقد قيس محتوى إنزيم أكسدة ال IAA لمختلف أجزاء النبات داخل المادة الحية (in vivo) وخارج المادة الحية (in vitro) . وطريقه داخل المادة الحية فقد حُصّنت قطاعات من البادرات أخذت من أسفل القمة في مخلوط تفاعل قياسي من إنزيم IAA أكسيديز . أما الطريقة المعلمية (خارج النبات) فقد بُنيت على أساس استخلاص إنزيم ال IAA أكسيديز . وتمضين المستخلص في مخلوط تفاعل قياس . وقد قيس ال IAA المتبقى بالنسبة لنشاط إنزيم ال IAA أكسيديز . وقد وجد جالستون ودالبرج أن قابلية قطاعات الساق للنمو تتناقص بوضوح من القطاعات القمية إلى القطاعات القاعدية حيث أن كلاً من تجزيتي ال IAA أكسيديز قد أوضحت الوضع المعاكس لوجود الإنزيم ، حيث يزداد النشاط الإنزيمي من القمة إلى أسفل . وعلى ذلك فإن نشاط ال IAA أكسيديز يبدو أنه منخفض في المناطق ذات المحتوى الأوكسينى العالى (ذات النمو العالى) وعالى في المناطق ذات محتوى IAA المنخفض (منخفضة النمو) . وقد أوضحت النتائج أن مستويات ال IAA أكسيديز في مناطق معينة للنبات تُنظم مستويات الأوكسين وبالتالي نمو النبات . وهذان الباحثان قد لاحظا تجريبياً شيخوخة aged الأنسجة تحت القمية التي تفقد حساسيتها لإضافة الأوكسين . وقد أظهرت أيضاً الأنسجة زيادة في نشاط إنزيم IAA أكسيديز . هذه النتائج قد أوضحت تغير عملية صفات النمو مع تغير منطقة ال IAA وإنزيم IAA أكسيديز المصاحب له .

الأكسدة الضوئية Photooxidation

قد عُرف منذ زمن بعيد أن ال IAA يمكن تثبيط نشاطه بواسطة التأين الإشعاعى ionizing radiation . أوضح سكوج (55, 56) Skoog أن سرعة تثبيط فعالية ونشاط ال IAA النقى يأخذ طريقه عندما يعرض إلى أشعة إكس وأشعة جاما X- and gamma- radiation . وقد أوضح أيضاً قليلاً من تثبيط النشاط يأخذ طريقه في نتروجين الهواء الجوى ، مما أدى إلى الاقتراح بأن تثبيط النشاط يرجع إلى الأكسدة بفوق الأوكسيد peroxide المتكون خلال التشعيع (19) . تدل بعض الملاحظات أن كمية قليلة من ال IAA يثبط نشاطها أو تتأكسد بهذه الكيفية ، معظم هذا التأثير الضار لهذا اللون من التشعيع على ال IAA يكون ذا طبيعة غير مباشرة . على سبيل المثال أوضح جوردن

Gorden (22) أن التأثير الأعظم للتأين الإشعاعي على أبيض الأكسين ربما يوجد في التأثير الإيتلافي للتشعيع على النظام الإنزيمي المحول للتربتوفان إلى الـ IAA .

الأشعة فوق البنفسجية Ultraviolet أيضاً تسبب تثبيط نشاط وفعالية الـ IAA . هذه الظاهرة لا بد أن تكون متوقعة وذلك لأن التركيب الحلقي لجزيء الـ IAA يمتص الأشعة فوق البنفسجية (أقصى امتصاص عند حوالي ٢٨٠ نانوميتر) . وهنا يكون التأثير مباشر على جزيء الـ IAA والذي يرجع إلى امتصاص الأشعة فوق البنفسجية . تقدير محتوى الأكسين قبل وبعد التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية قد بين أن هذا اللون من التشعيع يقلل مستويات الأكسين في النباتات (10,48) .

الأسئلة :

- ١٧ - ١ إشرح مساهمة كل من دارون Darwin وفيتنج Fitting ، بويسن-جسن Boysen-Jensen وبائل Paal وستارك Stark وكوجل Kögl - ووينت West وهاجن - سميت Haagen-Smit في اكتشاف الأوكسين ودوره في النباتات .
- ١٧ - ٢ إ رسم التركيب الكيميائي لأندول - ٣ - حمض الخليك .
- ١٧ - ٣ ما هو الاختبار الحيوى bioassay وما هى الخصائص الهامة التى يجب أن يتميز بها ؟
- ١٧ - ٤ أذكر بعض الاختبارات الحيوية الرئيسية المستخدمة في دراسة الأوكسينات . وما هى الاستجابات الحيوية التى تتأثر بالأوكسينات والتى تعتبر أساس العديد من الاختبارات الحيوية ؟
- ١٧ - ٥ ما هى النظرية الشائعة المألوفة لدور الأوكسينات في الانتحاء الضوئى ؟
- ١٧ - ٦ عرف الاصطلاحات التالية : منظم النمو - الهرمون النباتى ، الأوكسين ، مضاد الأوكسين - منظم النمو النباتى .
- ١٧ - ٧ أذكر أنواع الأوكسينات الصناعية وارسم التركيب الكيميائى لكل نوع .
- ١٧ - ٨ ما هى الأهمية للنباتات بالنسبة للأوكسين المرتبط ونقيضه الحر في النبات ؟
- ١٧ - ٩ إشرح عملية الانتقال القطنى فيما يخص بالأوكسين . وكيف تحدث هذه العملية ؟
- ١٧ - ١٠ إشرح الميكانيكيات المشتركة في هدم وإتلاف الأوكسين في النبات ؟ كيف يمكن المحافظة على مستويات الأوكسين في أنسجة معينة ؟
- ١٧ - ١١ ما هو الدور الذى تقوم به إنزيمات أكسدة الـ IAA (IAA oxidases) في الأنسجة النباتية المختلفة ؟

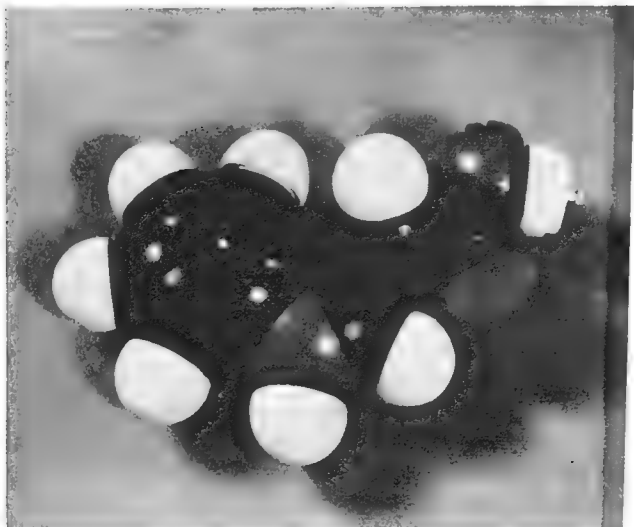
قراءات مقترحة :

- Brenner, M.L. 1981. Modern methods for plant growth substance analysis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 32:511-538.
- Cohen, J.D., and R.S. Bandurski. 1982. Chemistry and physiology of bound auxins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:403-430.
- Galston, A.W., P.J. Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Goldsmith, M.H.M. 1977. The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:439-478.
- Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Skoog, F., ed. 1980. *Plant Growth Substances*. pp. 37-105. *Proc. 10th Int. Conf. 1979. Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
- Torrey, J.G. 1976. Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:435-459.
- Varner, J.E., and D.T.H. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. 3rd ed. New York: Academic Press.
- Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. 2nd ed. New York: Pergamon Press.
- Went, F.W. 1974. Reflections and speculations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:1-26.



التأثيرات الفسيولوجية
وآليات (ميكانيكيات) عمل الأوكسين

**PHYSIOLOGICAL EFFECTS AND MECHANISMS
OF AUXIN ACTION**



نموذج كروي ، بوليج ، كولن للحمض الفراغي لأيندول - ٣ - حمض الخليك ، Carl, Pauling, Koltan. ،
لاحظ شكل الحلقة ذات البروجين المتعدد والمختور على (CPE) space-filling model of indole-3-acetic acid.
وضع ذرة الكربون الأولى ومجموعة الكربوكسيل لحمض الخليك الإحلالية على وضع ذرة الكربون الثالثة .

Photo by F.H. Witham.



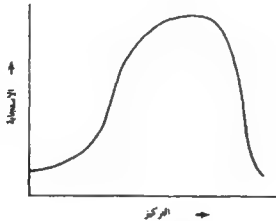
منذ اكتشاف الـ IAA والتعرف على خصائصه كهرمون نباتي ، فقد تم نشر عديد من الدراسات والتي أظهرت معلومات هائلة عن التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين في النبات والعديد من هذه التأثيرات الفسيولوجية ذات أهمية علمية وتطبيقية معاً . والمواد الكيميائية ذات النشاط الأوكسيني مثل مبيدات الحشائش herbicides قد أسهمت إسهاماً معنوياً في تقدم الزراعة . والمعلومات المتداولة عن فعل الأوكسين تُبنى على أساس دراسة التركيب الكيميائي للأوكسين وعلاقته بالنشاط الأوكسيني ، وتأثير الأوكسين على جذر الخلايا واستطالتها وطبيعة مكان الاستقبال في الخلية . وكما هو الحال في جميع المواد الكيميائية المحفزة للاستجابات الحيوية فإن المستقبل ذا أهمية خاصة في إظهار ترجمة كيميائية الأوكسين إلى استجابة فسيولوجية .

وهناك حقائق معينة قد استنتجت بناءً على تجارب فعل الأوكسين ، ومثل هذه الهرمونات النباتية ، وعلى رأسها الـ IAA ، يمكنها التأثير بكميات ضئيلة جداً ولا بد من أن يستمر وجودها وأن تكون ميسرة في أماكن التأثير لاستمرار حدوث النمو (الاستطالة وكبر الخلايا cell enlargement) . والعديد من التغيرات الكيميائية وبعض الحالات الفسيولوجية التي يمكن ملاحظتها وإدراكها بسهولة والتي تُعزى إلى فعل الأوكسين تحدث بعد فترة وجيزة من المعالجة بالأوكسين ، ومثل هذه الاستجابات يطلق عليها الاستجابات السريعة (rapid responses) وهناك أمثلة واضحة وجليّة عن هذه الاستجابات السريعة للأوكسين مثل استطالة وتغير جذر خلايا غمد الريشة (Coleoptile) وقطاعات السيقان (stem segments) والتي تحدث خلال عشر دقائق بعد إضافة الأوكسين . بالإضافة إلى ذلك فإن الأوكسينات تنشط وتساند عمليات تخليق حمض الريبونوكليك الرسول (mRNA) والبروتين لتكوين الإنزيمات التي تحفز وتنشط إنتاج مواد الجذر الخلوية ، والسكريات وبعض المركبات الخلوية الأخرى . والعديد من الأوكسينات تنشط تفاعلات ذات استجابات طويلة المدى (Long- term responses) . وكل من الاستجابات السريعة والاستجابات الطويلة المدى (التي ستناقش فيما بعد) تمد النبات بميكانيكيّات تؤثر على التغيرات البيئية خلال فترة نموه التركيب تشكلي (morphogeneses) .

دعنا الآن نبدأ في مناقشة فعل الأوكسينات باعتبار وساطة الاستجابات للأوكسينات ، وبالتأكيد فالتجارب التفصيلية للعمليات الفسيولوجية التي تتأثر بالأوكسينات خارجة عن موضوع هذا الكتاب الدراسي ، إلا أنه يمكننا التحقق من بعض الاستجابات المعروفة جيداً في النباتات والتي ينظمها بكل دقة وعلى وجه

الخصوص فعل وعمل الأوكسينات . وفيما يلي تلك الاستجابات الأكثر معرفة لفعل الأوكسينات : استطالة الخلية *cellular elongation* - الانتحاء الضوئي *phototropism* - الانتحاء الأرضي *geotropism* - السيادة القمية *apical dominance* - إنشائية الجذور *root initiation* - تكوين الثمار اللابذرية *parthenocarpy* - التساقط *abscission* - التنفس *respiration* - وأخيراً تكوين الكالوس *callus formation* .

تعتمد إمتداد الاستجابة المستحثة لفعل الهرمون النباتي على عدة حقائق من بينها : الحالة الفسيولوجية للخلايا المستقبلة للهرمون والعمر الزمني والفسيولوجي للخلايا . وكذلك في بعض الأحيان عوامل أخرى غير معلومة وتكون تلك العوامل مجتمعة ذات أهمية في هذا الشأن . ففي بعض الأنسجة الحساسة للأوكسين والهرمونات النباتية الأخرى يمكننا ملاحظة أن هناك خصائص معينة يمكن التنبؤ بها للاستجابة ومنحنى هذه الاستجابات يعتمد ويرتكز على مستوى وتركيز الهرمون (أنظر شكل ١٨ - ١) .



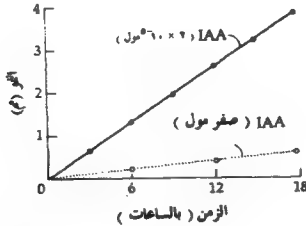
شكل ١٨ - ١ : المنحنى النظري للعلاقة بين التركيز والاستجابة يوضح التأثير العام للهرمون النباتي عند تركيزاته المختلفة .

ومنحنى علاقة التركيز بالاستجابة هذا ما هو إلا تشخيص لوجود الهرمون . فالتركيزات المنخفضة نسبياً من الهرمونات النباتية تنشط أو تشجع إستجابة معينة ما ، وبزيادة تركيز الهرمون فإن معدلات الاستجابة هذه تزداد حتى تصل إلى الاستجابة المثلى أو الذروة ، وعند المستويات الأعلى عن هذا الحد فإن تزايد تركيز الهرمون يسبب تناقص في معدلات الاستجابة . وهذا التناقص في منحنى الاستجابة لا يعني دائماً موت الخلايا ولكنه عادة يكون نتيجة التثبيط الهرموني . وهذا التثبيط يبدو أنه يرجع إلى

الخواص الكيميائية المتشابهة التأثير والتي تشجع معدل الاستجابة عند المستوى الهرموني المنخفض . وعلى ذلك فإن الأسلوب التنظيمي لاستجابة النبات للهرمونات النباتية إما أن يكون عملية تنشيط stimulation (أى تحول إلى الزيادة turning on) أو يكون عملية تثبيط inhibition (أى تحول إلى الأقل turning off) للاستجابة النباتية .

الاستطالة الخلوية Cellular Elongation

تعتبر الاستطالة الخلوية محصلة أساسية للعديد من الاستجابات التي تتأثر بالأوكسينات ، ومعظم الدراسات التي أجريت في هذا الشأن كانت على الأجزاء النباتية المقطوعة (مثل قطاعات غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile sections - أو قطاعات جذرية مفصولة excised root sections) ، وتلك الأجزاء إما أنها تحتوى على كميات ضئيلة جداً أو لا تحتوى بالمرّة على أى إمداد داخلي بالأوكسين . تلك المادة النباتية الخالية من الأوكسين تعتبر نموذجية ومثالية لقياس تأثير الأوكسين على الاستطالة الخلوية وذلك بسبب أن الإضافة الخارجية للأوكسين يمكن قياسها دون أى تداخل لأى كمية من الأوكسين الداخلى . واستجابة غمد الريشة للتركيزات المثالية من ال IAA تكون أكبر بعشرة أضعاف استجابتها عند غياب IAA (أنظر شكل ١٨ - ٢) .



شكل ١٨ - ٢ : نمو قطاعات غمد ريشة الشوفان في وسط نمو أوكسينى وى غياب الأوكسين . كان الطول الأولي للقطاع ٥ مم

From R.M.Klein, ed. 1961. Plant Growth Regulation. Ames : Iowa State University press

منذ عدة سنوات اقترحت عدة نظريات لتفسير فعل وعمل الأوكسين على استطالة الخلية . فقد اقترح العلماء بأن الأوكسين بطريقة ما يزيد الجهد الأزموزى للخلية ،

ويزيد نفاذية الخلية للماء ، ويحفز تخليق البروتين (الإنزيمات) التى تعمل على تكوين مكونات الجدار الخلوى ، ويسبب نقص فى الضغط الجدارى . وحديثاً تجمعت الملاحظات التى تدل على أن الأوكسينات ربما تعمل على المستوى الجينى وذلك يؤثر مباشرة فى نقص الضغط الجدارى والذى يأخذ طريقه كنتيجة لتحفيز تغير طبيعة الجدار (فقد أو تغير التركيب الجدارى) وهذا هو الفعل الأولى الابتدائى والذى بواسطته تعمل الأوكسينات على تحفيز استطالة الخلية .

نقص الضغط الجدارى وارتخاء الجدار الخلوى (تغير تكوين الجدار) Reduction in wall pressure and cell wall loosening (deformation) : كما هو موضح فى الفصل الأول فإن « دس » ، «slipping» أو « انزلاق » ، «sliding» مكونات الجدار من العوامل الأساسية والضرورية لتمدد الجدار . والأكثر أهمية من ذلك هو تقطع وانفصال الروابط بين مكونات الجدار الخلوى مع إعادة تكوين هذه الروابط والتى من المحتمل أن تحدث مع إعادة تثبيتها فى مرحلة الاستطالة الخلوية ، وبالتالي فإن الروابط غير التساهمية بين بوليمرات الزيلوجلوكونات Xyloglucan Polymers ولويقات السليولوز الدقيقة من المحتمل أن تقطع كنتيجة لفعل الأوكسين والذى من الممكن أن يكون ذلك من خلال الفعل الإنزيمى أو الفعل غير الإنزيمى ، وهذا التفاعل يبدو أنه يشجع زيادة مرونة (plasticity) أو ارتخاء الجدار (loosening) مع زيادة مطاطيته (elasticity) .

ونتيجة لاستمرار تكسر الروابط وإعادة تكوين الروابط الهيدروجينية فإن الزيلوجلوكونات Xyloglucans من المحتمل أن تتسلل إلى السليولوز والذى ينتج عنها انبساط غير عكسى فى جدار الخلية . وأثبتت الملاحظات أن الـ pH المنخفض يشجع هذا التفاعل ، وفى الحقيقة وكما سيأتى شرحه فيما بعد فإن ارتخاء الجدار الخلوى من الممكن أن يحدث بدون الأوكسين فى ظروف الوسط الحامضى .

تشجيع الأوكسين للإسراع التضخم الخلوى والتغيرات فى العلاقة المائية

Auxin-induced cellular enlargement and water relation changes : وجه الباحثون اهتمامهم لفترة من الوقت إلى التغيرات المتوقعة لجهد الضغط potential pressure والجهد الأزموزى 'osmotic potential' ، والجهد المائى water potential للخلايا المتضخمة . وقد أوضحت الملاحظات الوفيرة زيادة فى كمية النائبات solutes للعصر الخلوى للخلايا المعاملة بالأوكسين . وتركيز النائبات النشطة أزموزياً لا يزيد ولا حتى الجهد الأزموزى لا يحدث به تغير . إلا أنه بالرغم من ذلك فإن الجهد الأزموزى لا يصبح

أكثر سلبية في الخلايا المعاملة بالأوكسين وأن الجهد المائي يصبح سالباً . وإذا أخذنا في الاعتبار علاقة هذه القياسات حيث $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ فيمكن لنا أن نرى لو أن الجهد الأزموزي لا يتغير فإن ضغط الامتلاء أو جهد الضغط (ψ_p) لابد أن يتغير وبالتالي مع ارتخاء الجدار الخلوى الناشئ عن فعل الأوكسين والذي يصاحبه نقص في مقاومة الإنسباط والضغط الداخلى فإن الغشاء الخلوى يندفع إلى الخارج مع نقص في الامتلاء ، وعندما يصبح الضغط الداخلى أقل إيجابية فإن الجهد المائي للعصير الخلوى يصبح أكثر سلبية عن ذلك للخلايا المحيطة ، وبالتالي فإن الماء ينتشر ناحية منحدر التدرج الجديد الناشئ وعلى ذلك يسبب الانسباط والتقدم وبالتالي زيادة في الحجم الخلوى . وإضافة مواد جديدة للجدار الخلوى وإعادة ثبات الروابط غير التساهمية بين السليولوز والسكريات العديدة polysaccharides (الزيلوجلوكونات) يتخلف عنه خلايا أكثر اتساعاً مع زيادة الحجم وانسباط غير عكسى للجدر الخلوية .

١ النمو الحامضى ، وفعل الأوكسين "Acid Growth" and Auxin Action

يفهم ضمناً من فعل عمل الأوكسين فكرة أن الأوكسين يشجع نقص درجة الـ pH بالقرب من جدار الخلية ، وربما يحدث ذلك بتنشيط ارتباط الأغشية بأيون الأيدروجين H^+ . ويعتقد بعض الباحثين أن ارتباط وسحب هذا الأيون يكون من خلال الغشاء البلازمي plasmalemma الذى يعمل كمضخة لهذا الأيون . ففي عام ١٩٣٤ م وجد بونر (8) Bonner أن انخفاض درجة الـ pH للبيئة المحيطة يزيد قابلية ونمو قطاعات غمد الريشة . وقد وجد ثيمان (65) Thimann في عام ١٩٥٦ م أن تحميض البيئة المحيطة تلازم استحداث الأوكسين لاستطالة قطاعات غمد الريشة . وفي عام ١٩٧٠ اقترح رالى وكلياند (53, 54) Rayle and Cleland أن استحداث الأوكسين للتحميض هي الميكانيكية التى بها يتم تغير تركيب الجدار وارتخائه ، وطبقاً لهذه النظرية حيث يصبح الـ pH في مكان جدار الخلية حامضى فإن إنزيمات الارتخاء تصبح نشطة ، وهناك احتمال آخر وهو أن أيونات الأيدروجين H^+ تعمل مباشرة على روابط الجدار العرضية وتسبب التكسير بين الروابط غير التساهمية والروابط بين ميسيلات السليولوز والزيلوجلوكانات .

والأوكسينات بذاتها لا تساهم في حموضة الـ pH خلال حشوة الجدار wall matrix . إلا أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تتفاعل مع الأغشية ، ومن المحتمل مع

الغشاء البلازمي الخارجى . وهناك افتراض (32) أن فعل الأوكسين على الغشاء البلازمي يسبب تحرر وإنطلاق مادة ما غير معروفة تنتقل إلى النواة ، وهذه المادة تحدث تغيراً في عملية نسخ وترجمة الـ DNA وينتج عن ذلك تكون نوع جديد من الحمض النووى الريبونوكليك الرسول (mRNA) ، وبالتالي تحفز إنتاج إنزيمات ارتخاء الجدار الخلوى والإنزيمات التى تزيد من التنفس اللازم لفعل الأوكسين المحفز للنمو . ولا بد أن تزيد من التمعن في انطلاق جذب أيونات الهيدروجين H^+ من الغشاء البلازمي أو حدوث نشاط في مضخة أيونات الهيدروجين H^+ . وربما تؤثر الأوكسينات في أغشية أخرى مثل الشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum . إلا أنه لا توجد إلا دلائل ضعيفة تؤيد أى من هذه الأفكار . وميكانيكية عمل الأوكسين هى حقل للبحث لا بد أن يؤدى إلى إجابات حول هذا الموضوع في المستقبل .

فعل الأوكسين ونوعية الـ RNA وبناء البروتين

Auxin Action, Specific RNA, and Protein Synthesis

بالإضافة إلى أن الغشاء البلازمي وجدار الخلية اللذان يعتبران مكانا استقبالا لفعل وعمل الأوكسين ، فإن الأوكسينات يمكن أيضاً أن تتفاعل عند مستوى الجين . ونحن لا نعرف هل الأوكسين يحفز عامل ينطلق من مكان آخر في الخلية أم أن الأوكسين يعمل مباشرة على الـ DNA . والتفاعل المتبادل بين الأوكسينات والـ DNA يمكن حدوثه كيميائياً (43, 68) .

والعلاقة بين تأثيرات الأوكسينات على الأحماض النووية والنمو قد اقترحت لأول مرة بواسطة سكوج Skoog في عام ١٩٥٤ م . ومنذ ذلك التاريخ فقد ظهرت عديد من الدراسات تدعم اقتراح سكوج في أن فعل الأوكسينات في تنظيم النمو تكون مصاحبة ومرتبطة ببناء الأحماض النووية (16, 39, 47, 51) .

وإضافة الـ IAA خارجياً يمكن أن تحفز تخليق RNA وبروتين جديدين وقد أمكن إثبات ذلك في عديد من الأنسجة النباتية . على سبيل المثال ، إضافة الـ IAA يحفز تخليق الـ RNA والبروتين في أوراق نبات الراؤو (Rhoeo)^(١) (57) وفي خلايا الخميرة (yeast) (60) وفي قطاعات السيقان الخضراء للبليلة (17) وفي الغلاف الداخلى للثمرة

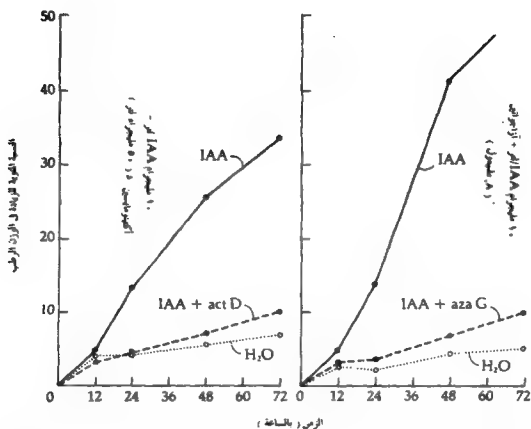
(١) جمع هذا الجنس العائلة Commelinaceae ومعنى اسم النبات لاتينياً غامض ويبدو أنه معروف عن لغات أخرى ويوجد نوع واحد منه يزرع للزينة .

الفاصوليا (56) وفي قطاعات غمد ريشة الشوفان (47) ومع استخدام مثبطات أيضية معينة فإن نشاط ال IAA قد ثبت أنه مرتبط باستحداث اللون (أو مرونة) جدار الخلية وانسباطها. وفي العادة هناك أربع مثبطات قد استخدمت في هذا الطراز من الدراسة وهم الأكتينومايسين د Actinomycin D والكلورمفينيكول Chloramphenicol - و ٨ - أزاجوانين 8-azaguanine والبيورومايسين puromycin، وهذه المثبطات الأربع تثبط التخليق الحيوي لل RNA والبروتين. دعنا الآن نشرح الدراسة التي تستخدم فيها المثبطات الأيضية وذلك لتوضيح دور ال IAA في انسباط الخلية.

فأقراص درنات الخرشوف التي تعيش لمدة ٢٤ ساعة في الماء قد وُجد أنها تستجيب لإضافة ال IAA إليها مع زيادة ملموسة ومحسوسة في كمية نموها، وهذه الزيادة تكون مقرونة بزيادة جوهرية من تخليق RNA وبروتين جديدين. إلا أنه عند إضافة الأكتينومايسين - د (٥٠ مجم/متر) أو ٨ أزاجوانين (٨، ملليمول) في نفس الوقت مع إضافة ال IAA فإن تأثير الأوكسين يكون معلوماً (51) (أنظر شكل ١٨ - ٣). وحقيقة أن المثبطات الأيضية للتخليق الحيوي لل RNA والبروتين في أقراص درنات الخرشوف تبين أن تأثير الأوكسينات على انسباط جدر الخلية يكون مقروناً ومرتبئاً ببناء الأحماض النووية، وقد ثبت بالملاحظات التجريبية باستخدام هذه المثبطات على أنواع عديدة من الأنسجة النباتية نفس هذه النتائج.

هذه النتائج تبين أن التأثير الأولى للأوكسينات يرتبط ويلازم المستوى الجيني، فجميع خلايا نبات معين تحتوى على مجموعة متكاملة من ال DNA مميزة وخاصة بهذا النبات. وتكون جميع الجينات موجودة في هذا النبات ولكن ليس جميع هذه الجينات تكون نشطة في أى وقت - بمعنى أن كل خلية تحتوى على عدد من الجينات النشطة وعلى عدد آخر من الجينات غير النشطة (أى الموقوف نشاطها) (repressed genes) في نفس الوقت. وعلى ذلك فإننا نجد أن هناك اختلاف بين بين الخلايا التي تحتوى على نفس الجينات المتكاملة في أن هناك من الجينات ما يكون غير نشط أو كامن أو موقوف نشاطها (63).

تتضمن إحدى النظريات الشيقة أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تستحث الجينات الموقوفة عن العمل (الكامنة) إلى النشاط وبالتالي تطلق وسادة ال DNA (DNA template) - (أى مكان طبع ال RNA) اللازمة لتمثيل وتخليق ال RNA وربما يكون ال RNA الجديد

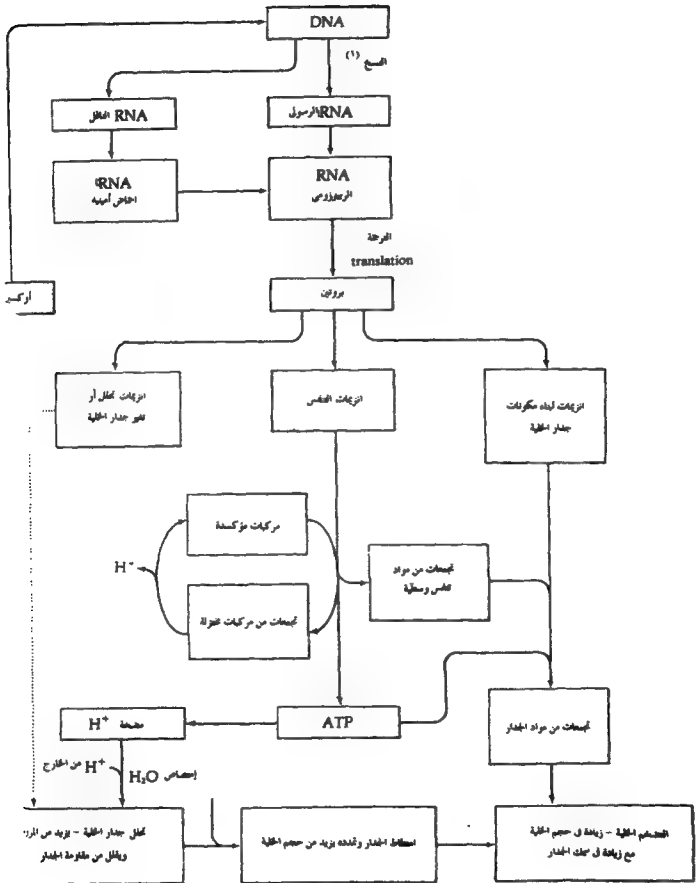


شكل ١٨ - ٣ : تأثير الأكتينومايسين د Actinomycin D ، و أ - أزاجوانين Azoguanine 8- على فعل ال IAA المشجع للنمو في أقراص درنات الخرشوف خلال أعمارها المختلفة .

From L.D. Nooden. 1968. Plant Physiol. 43:140.

والنتائج من هذا الفعل هو ال RNA الرسول (m RNA) والذي يؤدي إلى إنتاج واحد أو أكثر من الإنزيمات والتي بالتالي تزيد من مرونة جدار الخلية وانسائها . وقد أيدت هذه النظرية بما تم الحصول عليه من نتائج والتي ظهر أن نمو قطاعات غمد ريشة الشوفان قد زاد عندما عُولمت القطاعات بإنزيم بيتا ١ ، ٣ جلوكونيز 1,3-gluconase β والذي يحلل مائياً رابطة بيتا ١ ، ٣ جلوكوز في الجدر الخلية لاعتماد الريشة ، كما وجد أيضاً أن إنزيمات الهيمسليوليز والأنفرتيز وبكتين ميثيل إستيريز وأكسيديز حمض الأسكوربيك و (hemicellulase, invertase, pectin methylesterase and ascorpic acidoxidase) تعتبر كمكونات بروتينية للجدر الخلية . وأخيراً فقد أثبت فان وماكلاكلان (23) Fan and Maclachlan أن إنتاج إنزيم السليوليز Cellulase يمكن استحثائه بإضافة ال IAA إلى نسيج السويقة الجنينية العليا للبصلة .

وهناك سلسلة من القصور في هذه النظرية وهي أن الأوكسين يسبب انبساط جدر الخلايا عن طريق استحثاث إنزيمات تكوين وتمثيل جدر الخلايا ومعدل إنتاج هذه الإنزيمات يكون من البطء بمكان وهذا يتناقض مع ملاحظات الباحثين في أن الزيادة في



شكل ١٨ - ٤ : نتائج وأحداث في الخمد والاكساع الخلوى والعلاقات المحملة لتعمل الأوكسين .

(١) المقصود بها هي عملية نسخ الـ RNA الرسول الذى يتم عن طريق الـ DNA

معدل النمو نتيجة للمعاملة بألـ IAA يكون في خلال عشر دقائق أو أقل ، وعلى العكس من ذلك فإن التغير في مستوى البروتين الذى يعقب المعاملة بألـ IAA يأخذ وقتاً أطول من عشر دقائق . وكما أشرنا من قبل فإن معدل الزيادة الأولية لمعدل النمو ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة السريعة (rapid response system) . أما عملية تخليق الإنزيمات ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة على المدى الطويل (long-term response system) .

وليس من الضروري أن يكون نظامى أو مكافئ تأثير الأوكسين يتغير بالتبادل ، فإن الاستجابة السريعة للأوكسين من الممكن أن تعود إلى إعادة تكوين البروتينات تحت تأثير الأوكسين على بناء البروتين الضرورى لحل محل البروتين اللازم لعملية الاستجابة على المدى الطويل . كما أن الاستجابة السريعة من الممكن أن تعمل مع فعل الأوكسين في تنشيط جذب أو شفط أيون الأيدروجين . وطبقاً لهذه النظرية فإن مواد الجدر الخلوية تستمد أولاً من « الغدير الخلوى » « Cellular pools » (أى من احتياطي المواد الخلوية الأيضية) أو من احتياطي المخزون الخلوى وتلك تعطى مكونات جدر إضافية ، والبروتين الإنزيمى ، و الـ ATP وذلك لتعزيز النمو ، وشكل ١٨ - ٤ يوضح تخطيطاً لهذه الأفكار .

حركات نمو النبات Plant Growth Movements

(إصطلاحات Terminology)

إن أساس معظم الحركات تكمن في النمو الخلوى ، وقد صنفنا هذه الحركات تبعاً لطبيعة المؤثر أو المُنْبِ stimulus ، واستجابة العضو النباتى الذى يتأثر باتجاه هذا المنبه ، وميكانيكية التوقيت الحيوى الداخلى endogenous biological timing mechanism ، والمستوى الخلوى للمهرمونات النباتية .

الانتحاءات Tropisms : يطلق على حركات العضو النباتى التى تنشأ عن استجابته لاتجاه تدفق المُنْبِ البيئى أو تدرج منحدر هذا المنبه البيئى بالانتحاء ، وعادة فإن اتجاه الاستجابة تتأثر مباشرة بهذا المنبه . واتجاه الانتحاء يتوقف على الحالة الفسيولوجية للخلايا وعلى مدى اتساع العلاقة بين المنبه والجزء النباتى المستجيب .

الحركات الانحنائية التأثيرية (الإيقاعية) Nastic movements : تلك الحركات يتحدد اتجاهها بمورفولوجية النبات (أى بتركيبه الظاهرى) . وهذا النوع من الحركة

لا يستلزم إتجاهه ناحية أو بعيداً عن المنبه . ولمس touch أوراق نبات الست المستحية (Mimosa)^(١) يعتبر مثالاً للحركات التي لا يستلزم حدوثها في اتجاه أو عكس اتجاه المنبه .

الحركة التأثيرية العلوية (أو الحركة التأثيرية السفلية) Epinasty (or hyponasty)^(٢) : الحركة التأثيرية العلوية ما هي إلا استجابة لاختلاف معدلات النمو على السطحين للعضو النباتي وذلك بزيادة معدل النمو على السطح العلوي (أو زيادة معدل النمو على السطح السفلي في الحركة التأثيرية السفلية) عن السطح السفلي والذي ينشأ عنها انحناء إلى أسفل (ويحدث ذلك في عديد من أوراق الأنواع النباتية) . وربما ترجع الحركة التأثيرية العلوية هذه إلى اختلاف وجود الهرمونات النباتية على السطحين وتلك تتضمن منبهات النمو ومنبطاته .

التدلي أو الميل اللولبي أو الخلزوني Nutations : تحدث تلك الحركة نتيجة لاختلاف معدلات النمو على الجوانب المختلفة للعضو النباتي . وهذا النوع الخلزوني أو اللولبي من النمو الذي يمكن تسجيله فوتوغرافياً (تصويرياً) على فترات زمنية time lapse photography من الممكن أن يتراكب أو يتداخل أو حتى يحو تلك المنبه الذي يحفز الانتحاء .

الساعة البيولوجية (حساب الزمن) المنظمة للنمو Biological clock growth regulation (time-measuring) : من الممكن في العادة أن تحدث حركات للأوراق وغيرها من الأعضاء النباتية خلال فترة زمنية معينة ومحددة حتى لو تعرضت النباتات إلى متغيرات الظروف البيئية من الجاذبية والضوء وغيرها . وهذه الحركات يمكن أن تكون دائرية ، على سبيل المثال الحركات اليومية الإيقاعية والتي تنظم بميكانيكية الساعة الحيوية ، وهذه الساعة الحيوية ربما تقع تحت الظروف الملائمة (مثلاً الضوء الأحمر) .

(١) يتبع هذا الجنس العائلة البقولية Leguminosae وقد يعرف عربياً بجنس نبات الست المسحية نظراً لأن الأوراق حساسة للمس . وهذا النبات يعرف بالإنجليزية بالنبات الحساس Sensitive Plant أو النبات الخاضع Hamble-Plant خاصة النوع (M. pudica) وهو ينمو في بعض الدول العربية .

(٢) epi بادئة لا تنية تسمى على أو فوق أما hypo فهي بادئة لانية تسمى أسفل أما كلمة nasty فهي كلمة لانية تسمى التقرب المضبوط أما كلمة epinasty فهي تعني الحركة التأثيرية العليا للنمو النباتي وذلك يرجع إلى أن الأسطح العلوية تنمو بمعدل أسرع عن الأسطح السفلية ولذلك فإن كلمة epi هنا تعبر عن النمو العلوي وليس إلى الانحناء والعكس صحيح بالنسبة إلى hyponasty .

جدول ١٨ - ١ يوضح بعض الأمثلة عن حركات الانتحاءات والانحناءات التأثيرية ففي الانتحاء المائي أو الانحناء تحت تأثير الماء نجد أن الجنور لا تطلب أو تبحث عن الماء ولكنها تستجيب لإضافة الماء . وكذلك يمكنها أن تظهر نمواً في تربة مروية تماماً أو بزيادة تدرج انحدار الماء وفي المساحات الأقل مقاومة (كما هو الحال في أنابيب الصرف) .

جدول ١٨ - ١ : إضافة البادئة الدالة والمعبرة عن حركى الانتحاء أو الانحناء التأثيرى طبقاً للتركيب

البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

الشيء	الانتحاء	الحركة الانحناء تأثيرية
الجاذبية gravity	الانتحاء الأرضي* geotropism*	حركة الانحناء التأثيرى ضوئية photonasty
الضوء light	الانتحاء الضوئى* phototropism*	حركة الانحناء التأثيرى ظلامية* nyctinasty*
الظلام darkness		حركة الانحناء التأثيرى حرارية thermonasty
درجة الحرارة temperature	الانتحاء الحرارى thermotropism	حركة الانحناء التأثيرى لمسية thigmonasty*
اللمس touch	الانتحاء اللمسى thigmotropism	حركة الانحناء التأثيرى كيميائية chemonasty
الكيمائيات chemical	الانتحاء الكيمائى* chemotropism*	حركة الانحناء التأثيرى مائية hydronasty
الماء water	الانتحاء المائى hydrotropism	

• تمثل معظم الحركات الملحظة على نطاق واسع . والحركات الأخرى (التى لم توضع عليها علامة) تين البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

الانتحاء الضوئى Phototropism: عندما يتعرض النبات النامي للضوء من جانب واحد فإنه ينتحى جهة الضوء ، وانتحاء النبات ينتج بسبب استطالة الخلايا التى توجد بالجانب المظلم أو المظلل بمعدل أكبر من الخلايا بالجانب المضاء وهذا الاختلاف فى الاستجابة لمعدل النمو للنبات بسبب الضوء يسمى الانتحاء الضوئى phototropism . وهو ناتج عن التوزيع غير المنتظم للأوكسين ، حيث أن التركيز الأعلى لهرمون النمو يوجد فى الجانب المظلل .

ودراسة نظام انتحاء النبات للضوء هى عملية معقدة ، وذلك لأن الاستجابة تختلف باختلاف كثافة الضوء . ووجد دوى ونيورنبرج (Du Buy & Nuernberg K (21 أن الاستجابة الانتحاء ضوئية لغمد ريشة الشوفان لكثافات مختلفة من الضوء من جانب واحد ينتج عنه انتحاء سالب واحد وثلاثة انتحاءات موجبة . وإذا استعملت الكثافة

الضوئية المناسبة فإن غمد ريشة الشوفان تتحنى فعلاً بعيداً عن مصدر الضوء (انتحاء سالب) . وسنحصر أنفسنا عند مناقشتنا في النوع الأول من الانتحاء الموجب حيث أن معظم الأبحاث في هذا المقام عن الانتحاء الضوئي قد عرفت تماماً .

وتقول نظرية كولودنى - ونت Cholodny- Went أن هناك تركيز أعلى من الأوكسين في الجانب المظلم عن الجانب المضيء لغمد الريشة المعرضة للإضاءة من جانب واحد . وهذا التوزيع غير المنتظم للأوكسين يمكن أن يكون نتيجة لأن الضوء يحفز عدم نشاط الأوكسين في الجانب المضاء أو أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين جانبياً من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو تثبيط الانتقال القاعدى للأوكسين . والملاحظات المتداولة لا تميل إلى التفسير بأن الضوء يعمل على عدم نشاط الأوكسين . إلا أن الضوء إما أن يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو أن يعمل على تثبيط الانتقال القاعدى ويعتبر ذلك أكثر قبولاً كأساس لميكانيكية توزيع الأوكسين في السيقان أو الأغصان .

الانتحاء الأرضى ، Geotropism : إذا وضعنا بادرة كاملة في وضع أفقى فإنها سوف تستجيب لتأثير حقل الجاذبية الأرضية بنظام نمو خاص ، والسيقان تحت هذه الظروف سوف تنحنى إلى أعلى حتى تصبح رأسية مرة أخرى وكذلك فإن الجنور سوف تنحنى إلى أسفل لكي تصبح رأسية كذلك ، لذلك فإننا نطلق على الساق أنه عضو ذو انتحاء أرضى سالب بينما نطلق على الجنر أنه ذو انتحاء أرضى موجب وبالتالي فإن إدراك أو إحساس الجزء النباتى للجاذبية الأرضية ربما تنتج عنه اتجاهات أو انحناءات مختلفة كاستجابة لتأثير الجاذبية الأرضية . والجنور والسيقان الابتدائية تكون موجبة وسالبة للجاذبية الأرضية على التوالى أما الجنور والسيقان الثانوية فإنها غريبة أو شاذة في انتحاءها الأرضى Plagiogeotropic حيث أنها تنمو إلى وضع يعمل زاوية منفرجة مع الجاذبية الأرضية - والريزومات يمكن أن يطلق عليها محايدة للانتحاء الأرضى diageotropic لأنها تنمو أفقياً .

نظرية كولودنى - ونت والانتحاء الأرضى Cholodny- Went theory and geotropism : تعتبر نظرية كولودنى - ونت Cholodny- Went منطقية في تفسير

الانتحاء الأرضي والانتحاء الضوئي حيث افترض كولودنى (Cholodny (13,14 ووينت (66) Went أن الاختلاف في معدل النمو الناتج عن وضع الساق أو الجذر في وضع أفقي راجعاً إلى تراكم أو تجمع الأوكسين على السطح السفلي وتراكم الأوكسين هذا على الجانب السفلي للساق الموضوعة أفقياً يسرع من النمو على هذا الجانب السفلي وينتج عن ذلك انحناء الساق إلى أعلى (انحناء أرضى سالب) . وهذه النظرية التي تفسر انتحاء الساق يبدو أنها ما زالت صحيحة . وعلى العكس فإن الجذر الموضوع أفقياً يظهر انتحاءاً موجباً للجاذبية الأرضية عندما يتركز الأوكسين على الجانب السفلي للجذر .

وتبعاً لنظرية كولودنى - ونت Cholodny-Went فإن الجذور تكون أكثر حساسية للأوكسين IAA عن السيقان وأن تركيز IAA الذى يشجع استطالة خلايا الساق يكون في نفس الوقت مثبط لاستطالة خلايا الجذور . وعملية تراكم الأوكسين على الجانب السفلي للجذر الموضوع أفقياً يعمل على تثبيط استطالة خلايا هذا الجانب . وتركيز IAA في خلايا الطبقة العليا للجذر من الممكن أن يقل إلى المستوى المنشط لاستطالة خلايا الجذر .

وعملية تثبيط استطالة خلايا الجذر بواسطة الأوكسين من الممكن أن تكون راجعة إلى أن الأوكسين يشجع تكوين الإيثيلين (71) . وعندما يرتفع تركيز الأوكسين إلى تركيز عالى نسبياً أو إلى مستوى جرعة معينة يبدأ تخليق الإيثيلين ووجوده يؤثر على هذا الانتحاء الأرضي . إلا أن السيقان تبدو أنها غير حساسة للإيثيلين فيما يختص بالانتحاء الأرضي . ومحصلة التأثير المثبط لاستطالة خلايا الجانب السفلي مع التنشيط البسيط لاستطالة خلايا الجانب العلوي ينتج عنه انتحاء المجموع الجذري إلى أسفل . وسوف نسرّد فيما بعد وجهات وآراء مختلفة عن دور الأوكسينات ومثبطات النمو على الانتحاء الأرضي الموجب للجذور . ومن الجائز أيضاً أن قوة الجاذبية الأرضية تؤثر على الانتقال الجانبي لعوامل منظمة للنمو بالإضافة إلى الأوكسينات .

الإحساس بالجاذبية Perception of Gravity : إن أبسط تفسير عن إدراك أجزاء النبات المختلفة للجاذبية الأرضية مبنى على الاختلاف في التوزيع الطبيعي للمكونات الخلوية كنوع من الاستجابة لقوة الشد والجذب للجاذبية الأرضية . وعلاوة على ذلك فإن دراسات عديدة أوضحت أن تأثير الجاذبية الأرضية على الانتقال الجانبي ينتج عنه

عملية انتقال نشطة (33, 67). هذا وإذا حدث الانتقال النشط فإننا لا نستطيع إدراك الاستجابة للجاذبية الأرضية للنبات تحت الظروف الغير هوائية . وقد أوضحت بعض الدراسات عدم الاستجابة للانتحاء الأرضي في النبات تحت الظروف اللاهوائية بينما توصلت أبحاث أخرى إلى عكس ذلك (33,67). ويعتقد بعض الباحثين أن هناك أجسام يطلق عليها الاستاتوليثات^(١) statoliths والتي تتحرك داخل النبات تحت تأثير الجاذبية الأرضية وهي المسئولة عن عملية الانتقال الجانبي للأوكسين في حالة الانتحاء الأرضي (35, 41, 42) ولكن كيف تؤثر حركة هذه الأجسام في عملية الانتقال الجانبي للمهرمونات النباتية فإنه أمر غير واضح حتى الآن .

« نظرية الجسم الموازن » statolith theory : هو جسم يتغير مكانه في الخلية النباتية أو

العضو النباتي نتيجة لتغير اتجاه محور العضو النباتي وذلك تبعاً لاتجاه قوة تأثير الجاذبية الأرضية . ولقد اقترح تواجد هذه الأجسام العالم بارثهولد Barthold عام ١٨٨٦ م . وأخيراً اقترح هابرلاند (31) Haberland أن الخلايا التي تحتوي على هذه الأجسام الموازنة تسمى Statocysts or statocytes^(٢) وتوجد في المناطق الحساسة من النبات مثل خلايا قلنسوة الجنر root cap cells وقمم غمد الريشة - وأندودرمس الجنر - والجزء المغلف للحزم الوعائية للسويقات الجنينية العليا والسفلى وكذلك الأوراق الحديثة السن . ويتقدم الأبحاث فقد أصبح أن الأجزاء المترسبة لها كثافات أعلى أو أكبر من بروتوبلازم الخلية ، فقد استطاع أودس (4) Audus عام ١٩٦٢ أن يتوصل إلى أن حبيبات النشا (أو الأميلوبلاست^(٣) تكون كبيرة بدرجة كافية لتأخذ دوراً أو ترتبط بعملية الاستجابة للجاذبية الأرضية كما أضاف إلى أن الأجسام الموازنة هنا ليست ريبوزومات أو أجزاء صغيرة وذلك لأن ترسيبها تحت تأثير الجاذبية الأرضية يكون بطيئاً جداً . وباستثناء حالات قليلة جداً نجد أنه حتى النباتات التي لا تخلق النشا المخزن لا تزال تحتوي على أجسام موازنة من الأميلوبلاست في قلنسوة الجنر وفي غمد الحزم الوعائية .

(١) Statoliths هي أجسام صلبة أو شبه صلبة توجد في غدد خاصة في الحيوان وقد اقترح علماء النبات وجودها أيضاً في النبات وهي تعمل على الاتزان .

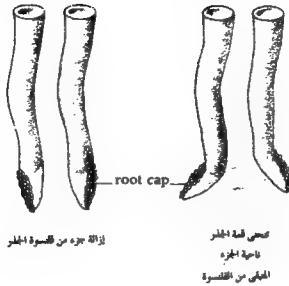
(٢) تعني الخلايا الموازنة .

(٣) أي البلاستيدات النشوية

وكيفية ترسيب هذه الأجسام الموازنة وعلاقة ذلك بتوزيع منظمات النمو غير معروف ، وأيضاً هناك بعض الأفكار التي ترجع إلى عملية توزيع الهرمونات قد تم اختبارها ، وعلى سبيل المثال أحد هذه الأفكار تفترض أن الجاذبية الأرضية قد تسبب استطالةً للأغشية الجانبية وتسبب الانتقال الجانبي للهرمونات وبالتالي ينتج عنه انسياب أو تدفق لهذه الهرمونات في اتجاه واحد من خلية إلى أخرى . وهناك اقتراح آخر يقول أنه أثناء عملية إعادة ترتيب أو تنظيم أو توجيه الخلايا للجاذبية الأرضية فإن الفجوة الخلوية ربما تطفو في سيتوبلازم الخلية وأن الطبقة السميكة من السيتوبلازم تكون في اتجاه القاعدة ربما يفسر ذلك زيادة تركيز الأوكسين في الطبقة السفلى للعضو النباتي الموضوع أفقياً^(١).

د الانتحاء الأرضي ، والأوكسين والمثبطات : **Geotropism, auxin and inhibitors** : أوضحت الملاحظة الجارية الآن أن نظرية كولودني - ونت Cholodny Went theory والتي تفسر الانتحاء الأرضي للجنور ببساطة نتيجته لاختلاف تركيز الأوكسين أنها تختلف في بعض الأحيان . دعنا ننظر إلى بعض الملاحظات الحديثة فبالرغم من أن IAA موجود في قمم الجنور (58) فإن انتقاله إلى أعلى في الجنور يكون كبيراً (58) . وقد أصبح واضحاً أن عملية الانتحاء الأرضي للجنور تتحكم فيها قلمسوة الجنور (38) . فعند إزالة قمة الجنور فإن معظم الانتحاءات الأرضية لا تتم (38) . أما عند إعادة تكوين القلمسوة مرة أخرى فإن الانتحاء الأرضي للجنور يبدأ مرة أخرى . وعند إزالة نصف قلمسوة قمة جذر نبات الذرة فإن الجنور (الموضوعة أفقياً أو رأسياً) تنمو متجهة تجاه الجانب الذي يوجد به نصف قلمسوة الجنور (أنظر شكل ١٨ - ٥) . علاوة على ذلك فإن معدل نمو جنور الذرة تزداد بعد إزالة قلمسوة الجنور . وأيضاً فإن وضع قلمسوة جذر الذرة على قمة جذر العدس فيحدث نقص في استطالة الجنور (أنظر (58) . هذه الملاحظات وغيرها لا يتسع المجال لذكرها ويمكن أن نستنتج منها أن مثبطات النمو يمكن أن تتبع في قلمسوة جذر الذرة ، وهذا المثبط من المحتمل أن يكون حمض الأبسيسيك (ABA) الذي ينتقل قاعدياً في مناطق الاستطالة ومن خلال تأثير الجاذبية الأرضية (من المحتمل خلال أجسام الموازنة أو ميكانيكية الإدراك الحسي للجاذبية) فيمكن أن يترام ويثبط استطالة الخلايا للجانب السفلي للجنور الموضوع في

(١) حيث أن الأوكسين يكون موجوداً في السيتوبلازم .



شكل ١٨ - ٥ : اتجاه نمو الجذر بعد إزالة جزء من قنسوة الجذر في اتجاه الجزء المتبقى من قنسوة الجذر .

وضع أفقى ويبدو أن هذا المثبط ليس متخصصاً بنوعية النبات .

وعلى ذلك فإن تزايد مؤيدى نظرية المثبطات يدعم الفكرة بأن نمو الجنور والانتحاء الأرضى تُنظم بالانتقال القاعدى للمثبط (من المحتمل حمض الأبسيسك ABA) الذى ينتج فى قمة الجنر ويحل محله بواسطة الجاذبية الأرضية الأوكسين الذى يظهر فى قاعدة الجنر - والمخرج الوحيد لنظرية كولودنى - ونت Cholodny-went هو فكرة أن الأوكسين ليس مثبطاً للنمو فإن تأثيره كمنشط للنمو يعتمد على تجمعه فى قمة الجنر عن طريق الانتقال القمى ، أما فيما يختص بالمثبط (ABA) فإنه ينتقل قاعدياً ويتوزع بتأثير بعض عوامل ميكانيكية الجاذبية بحسية معينة .

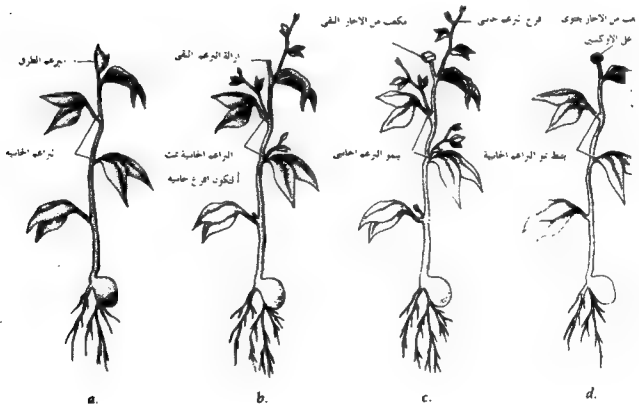
السيادة القمية Apical Dominance

قبل اكتشاف تنظيم نمو النبات بواسطة الهرمونات تمكن علماء النبات من ملاحظة سيادة النمو القمى على النمو الجانبى فى عديد من الأنواع النباتية . كما لاحظوا أن البرعم القمى أو الطرفى لعدد من النباتات الوعائية يبدو نشطاً بينما البراعم الجانبية تظل غير نشطة ، وشاهدوا نفسى الظاهرة عند نمو الأفرع الجديدة لعدد من أنواع الأشجار . وفى الحقيقة فإن خصائص وطرز شكل النمو لعدد من الأنواع النباتية يعكس تأثير

السيادة القمية . فالنباتات التي تنمو طولياً والغير متفرعة تظهر تأثيراً قوياً للسيادة القمية بينا النباتات القصيرة والشجرية تظهر تأثيراً ضعيفاً للسيادة القمية .

أن التأثير القوي للبرعم الطرفي على نمو البراعم الجانبية أمكن إثباته بسهولة بإزالة البرعم الطرفي للنبات . وعند غياب البرعم الطرفي فإن دفعة من النمو النشط تحدث للبراعم الجانبية . كذلك فإن البرعم الجانبى الذى يقترب من القمة النامية يظهر نوع من السيادة بعد فترة قصيرة على سائر البراعم الأخرى حيث يجعلها غير نشطة مرة أخرى .

وأول دراسة تبين أن السيادة القمية تحدث نتيجة لأن الأوكسين ينتج في البرعم الطرفى ثم ينتقل إلى أسفل خلال الساق هى التى قام بها سكوج وثمانى (Skoog & Thimann 62) حيث وجدوا أن إزالة البرعم الطرفى لنبات الفول ثم يوضع مكانه مكعب من الآجار ينتج عنه كما هو متوقع نمو البراعم الجانبية وعندما وضع مكعب من الآجار يتوى على IAA مكان البرعم الطرفى عمل على تثبيط نمو البراعم الجانبية كما لو كان برعم الطرفى موجود (أنظر شكل ١٨ - ٦) .

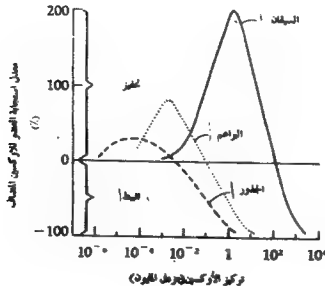


١٨ - ٦ : تأثير إزالة البرعم الطرفى والأوكسين على نمو البرعم الجانبى .

وطبقاً لتجارب كل من سكوج وثمان **Skoog & Thimann** فقد لاحظ العلماء أن البرعم القمي يحتوى على كمية أكبر من الأوكسين عن البراعم الجانبية . وأدت هذه الحقيقة بلون شك إلى إجراء تجارب على نبات الفول . وأصبح علماء الفسيولوجى غير قادرين حتى اليوم على وضع تفسير عن عملية تثبيط تنشيط البراعم الجانبية بكمية قليلة من الأوكسين عن تلك الموجودة في البرعم القمي بل ظلت المشكلة أكثر تعقيداً حيث أدى التركيز العالى نسبياً من الأوكسين إلى زيادة نمو البرعم الطرفى .

وبالرغم أن مشكلة السيادة القمية كان من الصعب تفسيرها فقد أدت إلى ظهور كثير من الافتراضات في عالم النبات . وافترضت عديد من النظريات بدرجات مختلفة من القبول حتى اقترح ثيمان **Thimann** في عام ١٩٣٧ أن البراعم الطرفية تستجيب لتركيز الأوكسين بنفس الطريقة التي تستجيب بها كل من الجنود والمجموع الخضري أى لكل من التركيز المنخفض والمثلل والعالى (64) . فعند زيادة التركيز للأوكسين حتى التركيز العالى يحدث تثبيط للنمو (أنظر شكل ١٨ - ٧) . ولقد أشار ثيمان **Thimann** إلى أن البراعم الجانبية أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان حيث أن تركيز الأوكسين الذى يسبب تنشيطاً لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو البرعم الجانبى . ولقد كانت هذه النظرية عموماً مقبولة بالرغم من أنها لا زالت تعجز عن تفسير لماذا نجد البرعم الطرفى يكون أقل حساسية للأوكسينات وذلك لموضعه على قمة ساق النبات .

وليس فقط البرعم الطرفى هو المصدر الوحيد للأوكسينات ولكن الأوراق الحديثة السن تنتج أيضاً الأوكسينات وأمكن معرفة أن الأوكسينات الناتجة من هذه الأوراق ربما تثبط نمو البرعم الجانبى (52) .



شكل ١٨ - ٧ : منحنيات التركيز الاستجابية ، يوضح تأثير التركيزات المختلفة على نمو ثلاث أعضاء نباتية .

From L.J. Andes, 1959.
Plant Growth Substances.
New York: Interscience Publishers.

وهذا التفسير للسيادة القمية قد واجه كثير من الانتقادات . على سبيل المثال الدراسات التى أجريت على نبات اليلج (*Lilac (Syringa vulgaris)*)^(١) أظهرت أن كمية الأوكسين القليلة الناتجة من الأوراق المسنة لهذا النبات لها تأثير كبير على تثبيط نمو البراعم الجانبية عن البرعم الطرفى الغنى بالأوكسين (10) . بالإضافة إلى ذلك فإن تثبيط البرعم الجانبى لا يحدث فقط فى البراعم التى فى ابط الأوراق المسنة على الساق ولكن أيضاً أعلى هذه الأوراق . وبسبب تأثير تحرك الأوكسين لأعلى على نمو الساق فإن شامبجنات (10) Champagnat قد اقترح أن الأوكسين ربما لا يدخل فى عملية السيادة القمية ولكن كما شرحنا سابقاً فإنه قد أمكن إثبات حدوث الانتقال غير القاعدى للأوكسين فى عديد من الحالات لذلك فإن هذا يجعل من المحتمل أن يكون للأوكسين تأثير فى الاتجاه العلوى من أماكن وجوده علاوة على التأثير إلى أسفل أيضاً .

وكان أكثر الاعتراضات إثارة على نظرية ثيمان Thimann الخاصة بالسيادة القمية هو اعتراض جريجورى وفيل (28) Gregory & Veal . فلقد أمكنهم من وضع تفسير للسيادة القمية من ناحية تغذية النبات وذلك من خلال نتائجهم المدهشة وهى أن تأثير الأوكسين على نمو البراعم الجانبية يتحكم فيها أو تنظمها الحالة الغذائية للنبات . فإذا أعطى نبات الكتان احتياجاته الغذائية من عنصر النتروجين بدرجة كافية خلال مراحل نموه ففى هذه الحالة عند أقصى نمو للنبات فإنه لا يمكن تحقيق أو إثبات تثبيط نمو البراعم الجانبية عن طريق إضافة الأوكسينات . بينما إذا كان نبات الكتان تحت ظروف تغذية نتروجينية غير كافية فإن تأثير الأوكسين على تثبيط نمو البرعم الجانبى يمكن تحقيقها بسهولة .

إنشائية الجذر Root Initiation

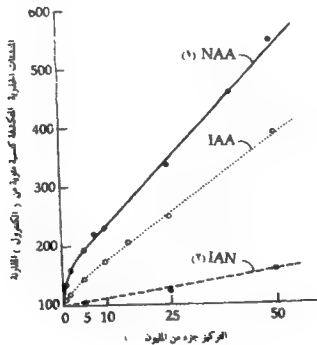
إن إزالة القمة النامية للمجموع الخضرى يعمل على تقليل معدل النمو لهذا العضو . وعلى العكس من ذلك فإن إزالة قمة الجذر لا تؤثر بالتالى على معد النمو (66) . وفى الحقيقة فإن إزالة أقل من ١ سم من قمة الجذر ينتج عنه نشاطاً معنوياً بسيطاً لمعدل النمو (13) . بينما إعادة وضع قمة الجذر يعمل على إعاقه نمو الجذر (14) (1) .

والسؤال المتوقع هل فعل الأوكسينات هى ظاهرة مختلفة فى تلور عند مقارنتها بالسيقان . وفعل الأوكسينات فى الجنور مشابهة لفعلها فى السيقان ولكن نفس تركيز

يتبع هذا النبات عائلة *oleaceae* ويستخدم هذا النبات كمبات زينة وتستخدم أزهاره فى تروخ الحلوى والقطاير والمواد الغذائية المشابهة . وكلمة *Syringa* كلمة يونانية تعنى الأنبوبة ولا يمت ذلك بهلة للنبات أما كلمة *vulgaris* فهى تعنى العادى أو الشائع .

الأوكسين الذى يعتبر منشط لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو الجذر . وبعبارة أخرى فإن الجذور تكون أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان (أنظر شكل ١٨ - ٧) وأن هناك تنشيط حقيقى لاستطالة الجذور يمكن أن يحدث عند استعمال تركيز منخفض بدرجة كافية من الأوكسين (36, 20) .

وعند إضافة تركيزات عالية نسبياً من IAA إلى الجذر ليس فقط معناه أنها تعوق استطالة الجذر ولكنها تسبب زيادة ملحوظة فى عدد تفرعات الجذور . وإضافة IAA فى عميقة اللانولين إلى قمة ساق حديث تشجع معدل تكوين الجذور وعدد الجذور المتكونة . وهذا الإكتشاف ليس فقط له أهمية علمية فحسب ولكنه فتح الباب إلى إضافة IAA على نطاق تجارى لتنشيط إنشاء الجذور على العقل للنباتات الإقتصادية وشكل ١٨ - ٨ يوضح تأثير IAA وكذلك اثنين من الأوكسينات المختلفة على تكوين الجذور فى بادرات الفاصوليا .



شكل ١٨ - ٨ : منحنيات « التركيز الاستجابة » توضح تأثير ثلاث من الأوكسينات على تحفيز تكوين منشقات الجذر فى بادرات الفاصوليا .

From L.C. Luckwill, 1956, J. Hort. Sci. 31:89. Redrawn from L.J. Audus, 1959, Plant Growth Substances, New York: Interscience Publishers.

(١) النافثالين حمضى الخليك NAA = naphthalene acetic acid

(٢) إندول أسيتونيل Indoleacetonitril IAN =

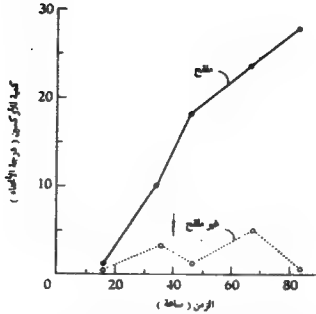
الثمار اللابنرية Parthenocarpic

عملية التلقيح والذي يعقبا الإخصاب للبويضة في الزهرة يتبعها عمليات النمو المعقدة المختلفة التي تستمر حتى تحدث عملية عقد الثمار . جدار المبيض وفي بعض الحالات فإن الأنسجة المرتبطة بالتخت receptacle يحدث لها عملية إسراع في النمو ومعظم هذه السرعة في النمو لهذه الأنسجة تكون نتيجة لاستطالة الخلية والناجمة عن وجود الأوكسينات .

والتلقيح والإخصاب في بعض الأحيان يكون مرتبطاً بنمو الثمار الذي ربما يكون ناتجاً عن انطلاق منه من نوع معين . وإثباتية الثمار مع عدم حدوث التلقيح ممكن حدوثها أو هو أمر شائع الحدوث في عالم النباتات . وإثباتية الثمار بهذه الطريقة يسمى إثماء لا بنري Parthenocarpic development وأن الثمرة الناتجة يطلق عليها ثمرة لا بنرية . Parthenocarpic fruit

وفي عديد من الحالات فإن نمو الثمار لا يمكنه الحدوث إذا لم تتم عملية الإخصاب . كيف يمكن لعملية إخصاب البويضة أن تعمل على تنبيه واستجابة معينة لحدوث العقد ؟ في عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت (46) Massart أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد orchids يمكن أن ينشط بواسطة حبوب لقاح ميتة . ثم جاء بعد ذلك فيتنج (24) Fitting حيث لاحظ أن المستخلص المائي لحبوب اللقاح قادر على تثبيط أو منع عملية تساقط الأزهار وينشط من عملية انتفاخ جدار المبيض لزهرة الأوركيد . ولعوامل ترجع إلى عدم الإقبال على مثل هذا النوع من البحث أو إلى تعقيد عملية البحث فإن مشكلة تفسير ظاهرة نمو الثمار اللابنرية ظلت كامنة على هذا الوضع أكثر من ٢٠ سنة . وفي عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت (46) Massart أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد حبوب اللقاح إلى أزهار الخيار Cucumber وتحليل هذا المستخلص وجد أنه يحتوي على الأوكسينات . وأخيراً تمكن جاستفسون (29) Gustafson أن نمو الثمار اللابنرية من الممكن إحداثه بإضافة IAA إلى عجينة اللانولين إلى ميسم الزهرة .

ولقد لاحظ ميور (48) Muir أخيراً زيادة طارئة في كمية الأوكسين في مبايض نبات الدخان عقب عملية التلقيح مباشرة . ولكن بغياب عملية التلقيح لا يحدث أى زيادة في كمية الأوكسين أنظر شكل ١٨ - ٩ . كما لاحظ أيضاً أن زيادة نمو أنبوبة اللقاح تسبب زيادة في كمية الأوكسين المستخلص في قلم نباتات الدخان وهذه الظاهرة جعلته يقترح أن هناك إنزيم معين يمكن أن يمرر بواسطة أنبوبة اللقاح التي ينتج عنها تحريم



شكل ١٨ - ٩ : زيادة محتوى الأوكسين المستخلص في مبيض نبات الدخان الذي يعود إلى الطليح .

From R.M. Meir, 1942. Am.J. Bot. 29:716. Redrawn from A.C. Leopold, 1955. Auxins and Plant Growth; Los Angeles: University of California Press.

وإنتاج الأوكسين . وهذا الاقتراح أمكن تأكيده بواسطة لند (45) Lund الذي اقترح أن أنبوبة اللقاح تفرز إنزيم له القدرة على تحويل التربتوفان إلى أوكسينات .

من المعروف أن الأوكسينات تلعب دورها في إغاثية الثمار ، وأن عملية التلقيح ونمو أنبوبة اللقاح والإخصاب كلها تؤدي إلى تدفق الأوكسين المسئول عن نمو الثمار على الرغم من أن كمية الأوكسين الموجودة في حبوب اللقاح غير كافية لكي تنتج التركيز العالي من الأوكسين في المبيض بعد الإخصاب . وعلى العموم فبنمو أنبوبة اللقاح فإنه سوف يتحرر إنزيم مسئول عن تخليق الأوكسين ربما من بادئ له هو التربتوفان .

إن تكوين الثمار اللابذرية طبعياً شائع في عالم النبات وهذا يدفع البعض إلى الاقتراح أن الأوكسينات لا يمكنها الاشتراك بعد تمام نمو الثمرة . بينما في مبيض بعض الأنواع القادرة طبعياً على إنتاج الثمار اللابذرية فإن المحتوى الأوكسيني يكون أكثر منه في مبيض الأنواع التي تحتاج إلى الإخصاب لكي تنتج الثمار (30) .

التساقط Abscission

عُرف تأثير الأوكسين الطبيعي على تساقط الأوراق عام ١٩٣٣ عندما أوضح ليباش (40) Leitch إن مادة ما في مستخلص نبات الأوركيد قادرة على منع حدوث عملية

التساقط . وهذه الملاحظة أمكن تأكيدها بواسطة لارو (44) LaRue الذى أثبت تأخير عملية التساقط بواسطة الأوكسينات المختلفة المخلقة صناعياً على تساقط أوراق نبات الكوليوس (Coleus) (1). ومنذ ذلك الحين تواردت المعلومات أن أندول - ٣ - حمض الخليك (IAA) له دور كبير في التحكم في عملية تساقط الأعضاء النباتية (3) .

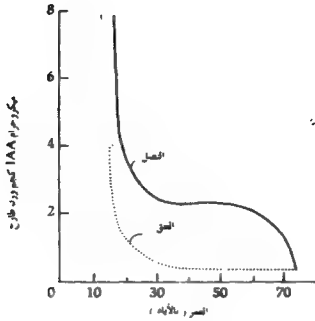
وقبل حدوث عملية تساقط الأعضاء النباتية تتكون طبقة من الأنسجة في قاعدة العضو النباتي ويمكن بسهولة تميز هذه الطبقة عن الخلايا المحيطة بهذا النسيج ويطلق على هذه الطبقة من الخلايا بمنطقة التساقط (الانفصال) *abscission zone* وجدر خلايا هذه المنطقة تكون سميكة وتكون فقيرة في محتواها من اللجنين والسوبرين (59) . وفي معظم الحالات يحدث عديد من الانقسامات قبل حدوث عملية الانفصال بالرغم من أن الانفصال في غياب عملية الانقسام للخلايا أمكن ملاحظته في عديد من الأنواع (3) .

وهناك ثلاثة طرق لإذابة الجدر الخلوية من المحتمل أن تكون السبب في عملية التساقط وفي بعض الأحيان فإن الصفيحة الوسطية تذوب بين طبقتين من الخلايا مع بقاء الجدار الابتدائي أو أن الصفيحة الوسطية والجدار الابتدائي يحدث لهم ذوبان معا وفي حالات قليلة فإن الخلية بأجمعها يحدث لها ذوبان .

ما هي الأسباب التي تؤدي إلى تساقط الأعضاء النباتية ؟ فمن المعروف جيداً أن فصل الورقة ممكن أن يسبب لفترة قصيرة تساقط عنق الورقة . وكما ناقشنا سابقاً أن أحد أماكن تخليق الأوكسين هي أوراق النبات والتي منها ينتقل الأوكسين إلى الساق عبر عنق الورقة . لذلك فإن الأوكسينات يمكن أن تكون عامل يتحكم في عملية التساقط كما هو مبين بواسطة كل من سوجي وأديكوت وسويتسي (61) Shoji, Addicott and Swets . ولقد أوضح هؤلاء العلماء زيادة المحتوى الأوكسيني في أنصال الأوراق الحديثة السن لنبات الفاصوليا بالمقارنة بما هو موجود في أعناق الأوراق ولكن بتقدم عمر الورقة فإن المحتوى الأوكسيني للنصل يتناقص إلى مستوى يقارب الموجود في أعناق الأوراق (أنظر شكل ١٨ - ١٠) عند هذه النقطة فإن الأوراق يصفر لونها وتبدأ في التساقط .

وشيوخة الورقة إذن هي إحدى مبادئ التساقط . بالإضافة إلى الاختلاف في الهرمونات النباتية فإن العمليات الداخلية للشيخوخة يبدو أنها تتأثر مباشرة بالتغير في طول الفترة الضوئية (نقص فترة التعرض للضوء) والتي تتميز بها المناطق الشمالية من

(١) بيع هذا النبات العقلة الشجرية *Coleus* وهو نبات زينة يزرع من أجل أوراقه الجميلة المخضر وكلمة *Coleus* هي كلمة يونانية تعني العمود ويرجع ذلك إلى الأنبوبة السدائية الواحدة .

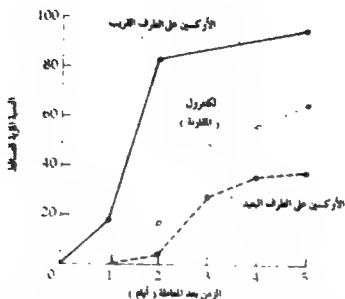


شكل ١٨ - ١٠ : نقص كمية الأوكسين المستخلص في أنصال وأعناق أوراق الفاصوليا وعلاقته بالعمر .

From K. Shoji et al. 1951. Plant Physiol. 26: 189

الكرة الأرضية . وعلاقة طول فترة الإضاءة اليومية بالتساقط وكذلك علاقة التغيرات المرتبطة بالهرمونات النباتية غير واضحة . وأنه لمن الواضح أن الأوكسين الإيثيلين يتحكم في عملية التساقط ووجودهما وكذلك تأثيرهما بالطبع مرتبط بالحالة الفسيولوجية وعمر الورقة . وعلى الرغم من أن هناك هرمون نباتي آخر وهو حامض الأبسيسيك (ABA) يشجع تساقط أوراق القطن فإن دراسات تمت على بعض النباتات الأخرى منذ ذلك الحين وأوضحت أن ABA ليس عاملاً نشطاً في عملية التساقط . وعلى ذلك فإن عديد من علماء الفسيولوجيا لا يعتبرون الـ ABA منظم أساسي لتساقط الأوراق .

ولفهم دور الأوكسينات في تساقط الأوراق لا بد لنا أن نذكر تجارب أديكوت ولينش (2) Addicott and Lynch حيث اقترحا أن أهم عامل يتحكم في عملية التساقط هو ظروف تجمع الأوكسين عبر منطقة التساقط . ووجدوا أن إضافة IAA إلى عجينة اللاتولن إما إلى الطرف القريب أو البعيد (من الساق) لأعناق أوراق الفاصوليا المنزوع أنصالها كان له أثر في تساقط هذه الأعناق . فبإضافته إلى الطرف القريب يشجع معدل التساقط بينما إضافة الأوكسين إلى الطرف البعيد من العنق يبطئ هذا التساقط (أنظر شكل ١٨ - ١١) والتركيز الحرج لمنحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط ربما يكون مهماً لمنع التساقط عن تركيز الأوكسين نفسه . وعلى ذلك لا يمكن أن يحدث



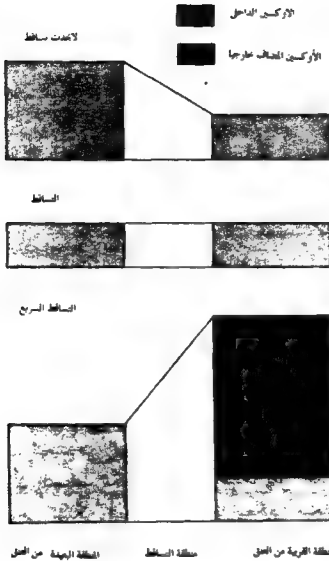
شكل ١٨ - ١١ : تأثير إضافة الأوكسين (١٠٥ جم/لتر) على الطرف القريب والطرف البعيد على معدل التساقط في أعناق الأوراق المنزوعة الأنصال .

From F.T. Addicott and R.S. Lynch. 1951. Science 114: 688

التساقط عندما يكون منحنى الأوكسين عالى وهذا يعنى أن تركيز الأوكسين الداخلى عالى على الجانب البعيد من العنق وقليل على الجانب القريب من الساق في منطقة التساقط . كما وأن التساقط ممكن أن يحدث عندما يقل انحدار منحنى الأوكسين أو يصبح متعادل ومن الممكن أن يسرع عندما ينعكس منحدر الأوكسين . وشكل

١٨ - ١٢ يوضح هذه العلاقة تخطيطيا . وكما يجب أن نعرف أن روسيتر وجاكوبس (52) Rosseter and Jacobs وجدوا أنه في أوراق نبات الكوليوس (Coleus) الغير مفصولة يسرع عملية التساقط في الأعناق المنزوعة الأنصال . وذلك يوضح أن الأوراق المتصلة بالنبات (الغير منزوعة) تعتبر مصدراً للأوكسين في المنطقة القريبة من الساق للأعناق المجاورة . أيضاً وجدوا أن إضافة IAA إلى قمة عنق ورقة نبات الفاصوليا ذات زوج من الأعناق المتقابلة والمنزوعة الانصال يشجع تساقط الأعناق غير المعاملة (19,20)

ولكن أفكار أديكوت ولينش Addicott and Lynch عُدلت أخيراً عن طريق شاتيرجي وليوبولد Chatterjee and Leopold (11,12,55) اللذين أوضحا أن نظرية منحنى كمية الأوكسين ليست كافية كتفسير علمى لفعل الأوكسين على تساقط الورقة . وهذان الباحثان أوضحا أن فعل الأوكسين الشيطى على التساقط أو أن منحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط أساسه هو عمر الورقة . وبعد تقدم الورقة في العمر فإن معاملة الطرف

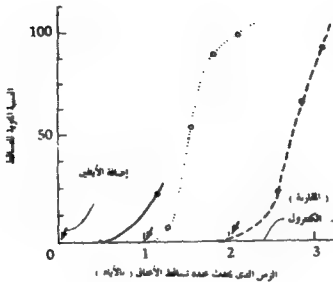


شكل ١٨ - ١٩ : العلاقة بين تدرج منحدر الأوكسين غير منطقة التساقط وعملية التساقط .

Reproduced with permission, from F.T. Addicott and R.S. Lynch, The Annual Review of Plant physiology, Volume 6. © 1955 by Annual Reviews Inc.

البعيد للعنق يشجع التساقط وهذا التأثير الأخير من المحتمل أنه يرجع إلى أن الأوكسين يسبب تخليق الأنيلين . ولقد اقترح ليوبولد Leopold ومساعديه أن الورقة الصغيرة السن تأخذ فترة طويلة كقوة كامنة تثبيطية (الطور الأول للورقة) ولكن بتقدم عمر الورقة فإنها تفقد القدرة على التثبيط وبالتالي يحدث التساقط (الطور الثاني للورقة) .

إن أهم عامل مشجع على التساقط في الأوراق التي في طور الشيخوخة أو البلوغ يبدو أنه الإيثيلين . فعند تعريض النباتات إلى هواء يحتوي على غاز الإيثيلين بتركيز منخفض حوالى واحد جزء في المليون فإنه يحدث تساقط للأوراق الكبيرة السن (أنظر شكل ١٨ - ١٣) .



شكل ١٨ - ١٣ : تأثير إضافة الإيثيلين بتركيز ٢٥ جزء في المليون عدد لهرات زمنية مختلفة (أنظر الأسهم) على تساقط أعناق أوراق القطن .

From S.P. Burg, 1968. Plant Physiol. 43: 1983

والأوراق الصغيرة السن لكونها قادرة على إنتاج الأوكسين بتركيز عالى يمكنها مقاومة التساقط في وجود الإيثيلين . وكذلك فإن الأوراق الحديثة السن النشطة تنتج كمية كبيرة نسبياً من الإيثيلين والذي يمكن القول أنه ربما أن وجود الأوراق الحديثة السن يميل إلى الإسراع في تساقط الأوراق المسنة . الإيثيلين الناتج عن طريق الأوراق الصغيرة السن ربما ينتشر إلى الأوراق المسنة والتي تنتج الإيثيلين أيضاً ويسبب تساقط الأوراق المسنة . وقطع الأوراق الحديثة من على النبات يمكن أن يؤخر تساقط الأوراق المسنة وهذا التأخير من الممكن أن يكون راجعاً إلى خفض تركيز الإيثيلين حول الأوراق

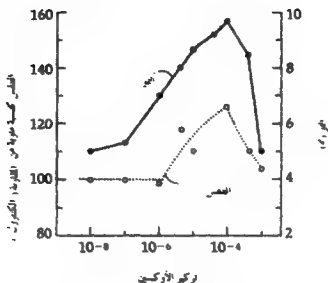
المسنة . ولكن تطوئش الأوراق الحديثة السن ممكن أن يقلل من التنافس على التغذية . وحقيقة أن تفضيل تدفق الغذاء إلى الأوراق الحديثة بينما يستهلك في الأوراق المسنة قد يكون عاملاً مهماً بالمقارنة بتخليق الإيثيلين في أثناء تساقط الأوراق المسنة .

إن الأوكسين والإيثيلين يظهر أنهما الهرمونان الرئيسيان اللذين يتحكمما في عملية تساقط الأوراق . فيعتبر الإيثيلين عادة العامل النشط الرئيسي للتساقط في خلال المرحلة المبكرة ومرحلة النمو للأوراق وعدم تساقطها . وبتقدم عمر الورقة فإن إنتاج الأوكسين يميل إلى التناقص ولقد اقترح أيضاً أن السيوكينينات هي هرمونات تعمل ضد الشيوخوخة في الأوراق فمقدارها يتناقص وبالتالي فإن مسببات الشيوخوخة تأخذ في الظهور . وعند إضافة السيوكينينات مباشرة إلى طبقة التساقط فإن هذا يعوق حدوث الشيوخوخة في هذه المنطقة ولكن إذا حقنت السيوكينينات خارج منطقة التساقط فإن التساقط سرعان ما يحدث . وهذا التأثير ربما يرجع إلى التخزين أو عملية تأثير تراكم المواد الغذائية بواسطة السيوكينينات . والإيثيلين ممكن أن ينشط أو يشجع عمليات التساقط في أنسجة أعناق الأوراق المسنة (الطور الثاني) . وعند إضافة الأوكسين في ذلك الوقت يؤدي إلى إسراع التساقط لأن الأوكسين يؤدي إلى تخليق زيادة من الإيثيلين .

والآن معروف أن الإيثيلين يشجع التساقط وذلك للتأثير المباشر لتشجيع تخليق إنزيم السيلولوز cellulase (إنزيم تحلل السيلولوز Cellulose-degrading enzyme) ونحرره من خلايا منطقة الانفصال . والإيثيلين الناتج من أعناق الأوراق يلعب دوراً في خلايا منطقة الانفصال عندما تتقدم هذه الخلايا في العمر أو تصل إلى حالة فسيولوجية خاصة .

التنفس Respiration

لاحظ جامز بونر James Bonner في عام ١٩٣٣ أن الأوكسين له تأثير منشط في عملية التنفس (7) . وهذا أدى إلى الاقتراح بأن نشاط الأوكسين يكون في وجود عملية أكسدة المواد الغذائية . ومنذ هذا العمل العظيم فإن عديد من الأبحاث بينت أن الأوكسين ينشط التنفس وعلى ذلك فإن هناك ارتباط بين زيادة النمو التي ترجع إلى المعاملة بالأوكسين وزيادة التنفس . وشكل ١٨ - ١٤ يبين عملية التنشيط بين استجابة عمليات النمو والتنفس لتركيزات مختلفة من IAA وأن أعلى استجابة للمنحنين حدثت عند نفس تركيز الأوكسين (IAA) تقريباً .



شكل ١٨ - ١٤ : تأثير تركيزات مختلفة من الأوكسين على معدل النمو والتنفس في قطاعات أغصان ريشة الليرة .

From R.C. French and H. Beevers, 1953, Am. J. Bot. 40:660

وعلماء الفسيولوجيا ما زالوا يواجهون مشكلة تفسير كيف أن الأوكسينات تسبب تنشيط التنفس . وأعطيت دفعة مثيرة إلى هذه المشكلة عن طريق فرنش وبيفرز French and Beevers (25) . وأثبتوا أنه من المحتمل أن يزداد التنفس عن طريق مواد ليس لها تأثير أو لها تأثير مثبط على النمو . ومادة دي نيتروفينول (DNP) هي مادة تثبط الفسفرة التأكسدية وتزيد من معدل التنفس بينما تثبط النمو . وحيث أن معدل التنفس عادة يكون محدوداً عن طريق الإمداد بمادة DNP وبمعاملة الأنسجة الحية بمادة DNP تؤدي إلى زيادة الإمداد بـ ADP وبالتالي تنشيط التنفس . والأوكسينات هي الأخرى ربما تزيد الإمداد بـ ADP عن طريق سرعة إدخال ATP لكي يستعمل بسرعة في تمدد الخلايا وهذا يمكن أن يبين أن الأوكسين له دور غير مباشر في تنشيط التنفس عن الدور الذي افترض في السنوات السابقة .

ولقد ناقشنا بالفعل التأثير المنشط لـ IAA في تخليق RNA والبروتين . وكلاً من المركبين المختلفين يحتاج إلى طاقة وبالتالي يؤدي إلى زيادة التنفس . وأيضاً في جميع الاحتمالات فإن نشاط الإنزيمات المختلفة كنتيجة لتنشيط IAA ينتج عنه زيادة في التنفس .

تكوين الكالوس Callus Formation

بالرغم من أننا قد أوضحنا أن نشاط الأوكسين يكون من خلال تأثير تنشيطي

لاستطالة الخلية فإنه يكون أيضاً راجعاً لتنشيط انقسام الخلية . وعلى سبيل المثال فإن إضافة ١٪ IAA إلى عجينة اللاتولين إلى الأعناق المفصول أنصافها لأوراق نبات الفاصوليا يؤدي ذلك إلى حدوث انتفاخ في المكان الذي وضع عليه الأوكسين . وعلى ذلك فإن الانتفاخ يكون ناتجاً عن نمو أنسجة الكالوس الناتج عن الخلايا البرانشيمية المنقسمة بسرعة . وإذا قطع ساق عصاري على بُعد بضع ملليمترات أسفل ورقة ناضجة وعومل القطع بالأوكسين IAA في عجينة اللاتولين فإنه سوف تتكون نفس الخلايا البرانشيمية . وبعد فترة من الوقت سوف تظهر الجنور العرضية . ولذلك فإن الـ IAA ليس فقط يسبب تكوين خلايا ولكن أيضاً تحت ظروف معينة يؤدي إلى إعادة تكشف هذه الخلايا والتي ستكون سبباً في تكوين الجنور العرضية .

أيضاً في كثير من المزارع الصناعية للأنسجة والتي ينمو فيها الكالوس نمواً عادياً فإن إضافة الأوكسينات يكون ضرورياً لاستمرار خلايا الكالوس . وكمية نسيج الكالوس الناتجة تكون مرتبطة بالتركيز المضاف من IAA فالتركيز العالي يسبب زيادة نمو نسيج الكالوس .

الأسئلة

- ١٨ - ١ إشرح الفائدة التي تعود من وجود الاستجابة على المدى السريع والطويل في النبات .
- ١٨ - ٢ أوصف تفاصيل منحنى علاقة الجرعة بالاستجابة عند إضافة الهرمونات النباتية . وكيف تكون هذه مهمة لتوضيح ما إذا كان المركب يعمل كهرمون نباتي أو كإداة مغذية ؟
- ١٨ - ٣ إشرح أثر الأوكسين على استطالة جدر الخلايا من خلال الزيادة في مرونة جدر الخلايا .
- ١٨ - ٤ لوحظ أن أخلفة البادرات المحضنة في محلول ذو pH 4.5 توضح أن هذه الظروف الحامضية تشجع الاستطالة . كيف يمكن تفسير هذه الظاهرة ؟
- ١٨ - ٥ عرف: الحركة التأثيرية الحزونية - الحركة التأثيرية العليا - الحركة التأثيرية - الانتحاء - الساعة الحيوية .
- ١٨ - ٦ إشرح النظريات الحديثة التي تفسر حدوث الانتحاء العنقوي والأرضي في النباتات .
- ١٨ - ٧ ما هي التفسيرات المتوقعة للسيادة القمية ؟ ولماذا تثبط الأوكسينات نمو البراعم الجانبية بينما لا تؤثر على البراعم الطرفية ؟
- ١٨ - ٨ كيف توضح حقيقة أن الأوكسينات عند تركيزات منخفضة نسبياً ربما تشجع استجابة معينة بينما عند تركيزات مرتفعة نسبياً تثبط نفس العملية ؟ هل النشاط الجزئي للأوكسين يختلف عند التركيزات العالية ؟
- ١٨ - ٩ ناقش التفسيرات الحديثة التي تخص بدور الهرمونات النباتية في عملية التساقط .
- ١٨ - ١٠ ما هو نسج الكالوس ودوره في النبات الكامل ؟

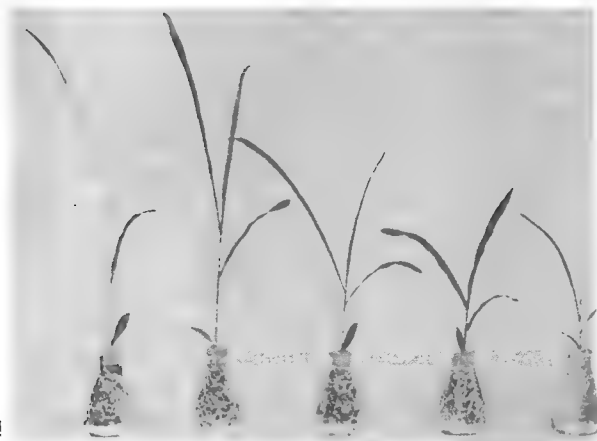
قراءات مقترحة

- Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology*. London: Leonard Hill Books.
- Cleland, R. 1971. Cell wall extension. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:197-222.
- Evans, M.L. 1974. Rapid responses to plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:195-223.
- Finn, R.D., and J. Digby. 1980. The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:131-148.
- Marré, E., P. Lado, F. Rasi-Caldogno, R. Colombo, M. Cocucci, and M.I. de Michelis. 1975. Regulation of proton extrusion of plant hormones and cell elongation. *Physiol. Vég.* 13:797-811.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Morré, D.J., and J.H. Cherry. 1977. Auxin hormone-plasma membrane interactions. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Monroy, eds., *Current Topics in Developmental Biology*. vol. 11. *Pattern Development*. New York: Academic Press.
- Rubery, P.H. 1981. Auxin receptors. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:569-596.
- Sexton, R., and J.A. Roberts. 1982. Cell biology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:133-162.
- Thimann, K.V. 1977. *Hormone Action in the Whole Life of Plants*. Amherst: University of Massachusetts Press.



الجبريلينات

Gibberellins



تأثير مستويات تركيزات حمض الجبريليك (gibberellic acid) في محاليل غذائية على نباتات الذرة
 (Corn (Zea mays). تركيزات (GA₃) من اليسار إلى اليمين كالآتي (١) المقارنة (كترول) (٢) محال من الهرمون
 النباتي (٣) ٠.٠٠٠ جزء في المليون (ppm) (٤) ٠.٠٠٠ ppm (٥) ٠.٠٠٠ ppm (٦) ٠.٠٠٠ ppm (٧) ٠.٠٠٠ ppm

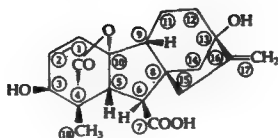
مهناء من : Courtesy of R.N. Artaca, The Pennsylvania State University



لقد أدى مرض الباكنا " أو ما يسمى بالبورات الهوجاء (foolish seedling) - والذى سبب تأثيرات مدمرة على اقتصاديات الأرز في اليابان خلال القرن التاسع عشر وبداية القرن العشرين - إلى اكتشاف والتعرف على صفات ومميزات الجبريلينات gibberellins - وفي أواخر القرن التاسع عشر وصف المزارعون اليابانيون أن نباتات الأرز المصابة بالمرض كانت أطول وأشعب لوناً (مصفرة Chlorotic) عن مثيلاتها الطبيعية ، وكانت النباتات المصابة عقيمة sterile وخالية من الحبوب (59) ، وهذا مهماً من الناحية الزراعية ، ووصل الفقد في المحصول إلى حوالي ٤٠٪ ، ولقد اهتم العلماء اليابانيون بأسباب المرض ومقلومته .

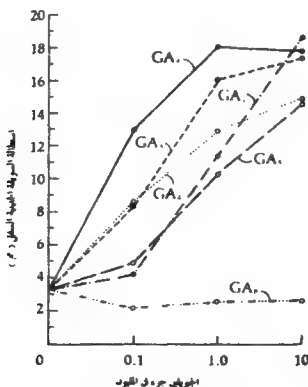
وفي بداية القرن العشرين ابتداءً في وضع برنامج مكثف للأبحاث لمعرفة سبب المرض . وفي أول الأمر أثبت علماء أمراض النبات اليابانيون العلاقة بين مرض البادرات « المجنونة » bakanae وفطر الجبريللا فيوجيكوروى (Gibberella fujikuroi) وافترض ساوادا Sawada (63) أن هذا المرض ينتج عن شيء مما يفرضه الفطر ، ولقد دعم هذا الافتراض تجريبياً بالعالم كوروساوا Kurosawa (40) ، وهو الذى أثبت أن راشع الفطر المعقم سبب أعراض مرض البادرات « المجنونة » bakanea وذلك في بادرات الأرز الطبيعية أى الغير مريضة - ونحن نعرف الآن أن الفطر الزرق ascomycete وهو (Gibberella fujikuroi) يمثل المرحلة الكاملة أو الجنسية وفطر (Fusarium monileform) يمثل المرحلة اللاجنسية من الفطر - أى أن الإثنين يمثلان فطراً واحداً ذو مرحلتين - وفي عام ١٩٣٥ م تمكن يابوتا وهاياشي Yabuta & Hayashi (79) من عزل حالتين بللوريتين من المواد النشطة من راشع مزرعة الفطر (G. fujikuroi) وسميت هاتين المادتين جبريلين (أ) ، (ب) gibberellin A&B وفي عام ١٩٥٤ م تحدد التركيب الكيميائى لحمض الجبريليك (GA) وفي نفس الوقت تمكن الباحثون في انجلترا وهم برين Brian ، وبونو Bonow وإلسن Elson ، كروس Cross وآخرون من عزل والتحقق من أحد أفراد الجبريلين (أنظر إلى موزع 58) . كذلك عزل العلماء الأمريكيان وعلى رأسهم ستودولا Stodola ومساعدوه حمض الجبريليك (GA3) من راشحات فطر (Gibberella fujikuroi) . ومنذ الاكتشاف الأول لحمض الجبريليك (GA3) في راشحات الفطر - لاحظ العلماء الانتشار الواسع لحمض الجبريليك في النباتات الراقية .

(١) كلمة bakanae كلمة يابانية وهى تعنى foolish وهذه البادرات تسطيل بسرعة كبيرة ثم تقوت بعد ذلك لذلك فقد عرف بمرض البادرات الهوجاء نظراً لجموحها الأوج أو الاستطالة السريعة جداً .

gibberellic acid (GA₃)

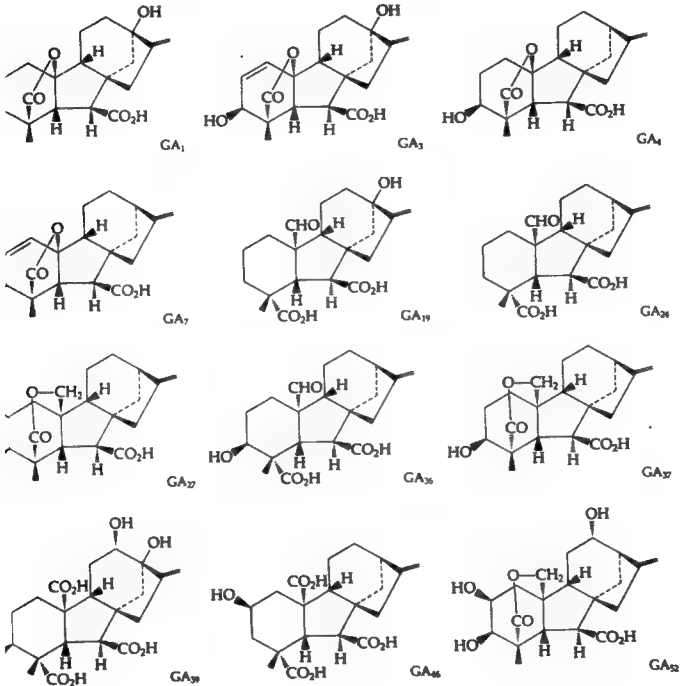
كيمياء الجبريلينات Chemistry of Gibberellins

لقد عزل إثنان وخمسون نوعاً من الجبريلين حتى الوقت الحاضر . وفي بعض الحالات وجد سبعة أنواع من الجبريلين في النبات الواحد - فمثلاً عزل من نبت نيسمة (*Pisum sativum*) جبريلين ١٧ ، ٣٨ ، ٤٤ ، ٩ ، ٢٠ ، ٢٩ ، ٥١ ، GA₁₇ ، GA₃₈ ، GA₄₄ . وكل الجبريلينات لها المقدرة على تشجيع استطالة الساق *sten elongation* أو انقسام الخلية *cell division* أو الإثنان معاً في النباتات ولكن فعاليتها تختلف بدرجة كبيرة (لاحظ شكل ١٩ - ١) .



شكل ١٩ - ١ : تشيط استطالة الساق الجذبية الساق الخس (*Lactuca sativa*) - قيس نحو السويقة الجذبية الساق بعد ٧٢ ساعة من المعاملة - كل نقطة على الرسم تمثل متوسط ثلاث تراكبات .

ويوضح شكل (١٩ - ٢) التركيبات الكيميائية الأساسية لأثنى عشر جيريلينا حراً وموجوداً طبيعياً في النباتات .



شكل ١٩ - ٢ : التركيبات الكيميائية لأثنى عشر جيريلينا حراً موجوداً طبيعياً - ويرجع الاختلاف أساساً لموضع وعدد الإحلات (البدائل) المختلفة .

ولقد أوضح كلاً من هدين، وماكميلان وفيني Hedden MacMillan and Phinney (24) التركيبات الكيميائية لإثنين وخمسين من أنواع الجبريلين المعروفة والمحققة التركيب - ونستطيع أن نرى من أول لمحة أن جميع الجبريلينات تتشابه مع بعضها بدرجة كبيرة من الوجهة الكيميائية ، فكلها لها نفس الهيكل الكربوني العام وتتشابه تركيبياً والجبريلينات تنتمي كيميائياً إلى مجموعة كبيرة من المركبات الموجودة طبيعياً وتسمى التربينويدات terpenoids ، والتي يوجد عدد كبير منها في النباتات مثل الستيرويدات Sterols والكاروتينويدات Carotenoids . والتربينويدات terpenoids تبنى من وحدات ذات خمس ذرات كربون وتسمى وحدات أيزوبرين isoprene unit - وتكون الوحدتان من أيزوبرين مركب الترين الأحادي [C-10] monoterpene - والثلاث وحدات تكون ما يسمى الترين مرة ونصف (C-15) sesquiterpene - أما الأربع وحدات فتكون الترين الثنائي [C- 20] diterpene المنشئ الوسطى immediate precursor للجبريلين مركب ثنائي الترين يسمى كوارين Kaurene . والجبريلينات هي مركبات تتكون من هيكل [ent-gibberellane] وهو يتكون من عشرين ذرة من الكربون أو من هيكل [ent-norgibberellane] 20 وهو يتكون من تسع عشرة ذرة كربون - وتتميز أحماض الجبريلين عن بعضها في وجود أو عدم وجود تركيب اللاكتون lactone configuration (استر داخلي) في حلقة (أ) - والبدايل أو الإحلالات خصوصاً بمجاميع الهيدروكسيل (OH) حول التركيب الحلقي ككل - وتتحول الجبريلينات فيما بينها بسهولة في الكائن الحي عن طريق إحلالات مجاميع الأيدروكسيل (OH) - وهذه العملية ربما تكون مهمة في إنتاج الصورة النشطة زيادة عن الصور الغير نشطة والعكس بالعكس ، ويعتمد هذا على وجود إنزيمات تحفيز مجاميع الهيدروكسيل hydroxylating enzymes خلال المراحل التطورية المختلفة للنبات .

التمثيل (البناء) الحيوى للجبريلين Gibberellin Biosynthesis

ترجع معظم معلوماتنا عن البناء الحيوى للجبريلين في النباتات إلى الدراسات الخاصة بالبنور الغير ناضجة - ولقد قام وست West ومساعدوه (74) بتجارب على الإندوسيرم السائل للبنور العر مكتملة أنجزت معظم هذا العمل الابتدائى . ولم تترك تجارب النظائر المشعة radioactive isotope أى شك على مشاركة الخلات acetate كمنشئ أولى primary precursor لبناء الجبريلين (لاحظ شكل ١٩ - ٣) . ودلت الأبحاث أيضاً كما هو الحال في العديد من المسالك البناء حيوية ، أن انتقال مجاميع الخلات النشطة active acetyl

groups يقوم به المرافق الإنزيمى أ - Coenzyme A [CoA] ، وهو المرافق المتخصص في نقل مجاميع الخلات وتتضمن الخطوات القليلة الأولى للبناء الحيوى للجبرلين تكوين ثلاثة جزيئات من خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) وتكثيفهم النهاى لتكوين حمض الميفالونيك mevalonic acid . وفي وجود جزيئين من ATP وأحد إنزيمات التنشيط Kinase enzyme يفسر حمض الميفالونيك في خطوتين ليكون حمض الميفالونيك بيروفوسفات mevalonic acid pyrophosphate - وتحدث عملية نزع مجموعة الكبروكسيل decarboxylation لحمض الميفالونيك بيروفوسفات وذلك في وجود ATP وأحد إنزيمات نزع مجموعة الكبروكسيل. فينتج مركب إيزوبنتيل بيروفوسفات phosphate isopentyl pyro- IPP - وهذا المركب هو وحده أيزوبرينويد isoprenoid ذو خمس ذرات كربون ويشق منها كل الكارتنويدات carotenoids والجبريلينات gibberellins وحمض الأبسيسيك (ABA) وجزء من السيتركينينات cytokinins وتحدث لمركب (Ipp) إيزوبنتيل بيروفوسفات « عملية تشابه » isomerization ويتكون مركب ثنائى مثيل أليل بيروفوسفات dimethylallyl pyrophosphate - وهو يكون الخطوة الأولى في اتجاه بناء التربينويدات المتقدمة higher terpenoids . وتفاعل التشابه السابق ذكره يحفز إنزيم Ipp isomerase . ويعمل مركب (Ipp) كمستقبل لمركب آخر من نوعه IPP . ويعطى تفاعل التكثيف مركب ذو عشر ذرات من الكربون ويسمى جيرانيول بيروفوسفات geraniol pyrophosphate - وبإضافة وحدتان متتاليتان من مركب IPP إلى مركب geraniol pyrophosphate يؤدي إلى تكوين فارنيزول بيروفوسفات Farnesol pyrophosphate C-15 . أولاً ثم بعد ذلك يتكون مركب (diterpene geranylgeraniol pyrophosphate) (C-20 ') - ويتحول بعد ذلك هذا المركب إلى مركب diterpene alcohol copalyl pyrophosphate أولاً ثم بعد ذلك إلى كوارين Kaurene - ويتحول الكوارين kaurene بسهولة إلى جبرلين في النباتات . وفي النهاية يجب أن نتذكر أن ميلبورو Milborow (49) أوضح أن حمض الأبسيسيك abscisic acid وهو مركب sesquiterpenoid يُبنى من الميفالونات mevalonate وتبع نفس الخطوات المبدئية لمسلك الجبرلين . ومن الجدير بالذكر أن كلا المنظمين regulators يكونان متضادان في بعض نظم النمو النباتية المعينة ، وهذا ويُنتج في البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من الجبريلينات وحمض الأبسيسيك (49)

الجبريلينات المرتبطة Bound Gibberellins

تشيع عمليات التحول الداخلي بين الجبريلينات في الأنسجة النباتية - وتوجد أدلة توضح أن الجبريلين المرتبط يوجد في الأنسجة النباتية على صورة جليكوسيدات الجبريلين gibberellin glycosides (أى المرتبط مع السكر) ، ولا يعرف العلماء ما إذا كانت هذه الظاهرة تعتبر ميكانيكية لعدم التنشيط inactivation أم للتخزين storage ، ويعتقد أن الجبريلين المرتبط يوجد في العصير النازف bleeding sap من أشجار الإسفندان maple والدردار elm وبذور الفاصوليا النامية وبذور البسلة النامية (Pisum sativum) والمستنبة ونبات مجد الصباح الياباني^(٢) Japanese morning glory (لاحظ مرجع 52) .

مضادات الجبريلينات أو معوقات النمو Antigibberellins or Growth Retardants

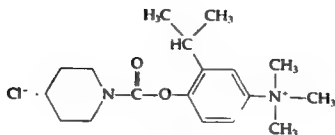
خلال العقدتين الأخيرتين تمكن العلماء من تخليق عدد من المركبات التي لها تأثير مضاد للجبريلين على نمو النبات - ونحن نشير إلى المركبات المضادة للجبريلين باسم معوقات النمو وأشهر هذه المركبات هي آمو ١٦١٨ (2. isopropyl AMO 1618) والسيكوسيل (5-methylphenyl piperidine carboxylate) (trimethylammonium) chloride 4- ومركب tributyl β - chloroethyltrimethylammonium chloride (cycocel, ccc) ومركب 2,4- dichlorobenzyl phosphonium chloride - ومركب فوسفون - د (phosphon D) وكذلك مركب [ب - ٩٥ أو ب - ٩ أو أ لار] (N- dimethylammino succinamic acid β - 995, B- nine, alar) ويوضح شكل (١٩ - ٤) التركيبات الكيميائية لثلاثة من المعوقات المعروفة بتثبيطها لبناء الحيوى للجبريلينات .

وأظهرت الدراسات أن التأثير المثبط لمعوقات النمو يمكن إبطاله باستعمال حمض الجبريليك (GA) - فمثلاً وجد لوكهارت (64) Lockhart أن التأثير المثبط لكل من السيكوسيل [CCC] والفوسفون - د [phosphon-D] على استطالة ساق الفاصوليا أمكن التغلب عليها بالكامل باستعمال GA₃ وفي دراسة أخرى وجد كند ، ونيمان ولانج (34) Kende, Nannemann and Lang أن الآمو ١٦١٨ ، والسيكوسيل [Amo 1618 and

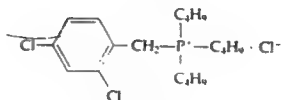
(١) هذا النبات من العائلة الإسفندانية Aceraceae واسم الجنس العلمى (Acer) أى جنس الإسفندان وبهجه العديد من الأنواع - A- cer اسم لاتينى كلاسيكى .

(٢) هذا النبات من نباتات العائلة الدردارية Ulmaceae واسم الجنس العلمى (Ulmus) وبهجه العديد من الأنواع Ulm- us كلمة لاتينية قديمة بمعنى صنم .

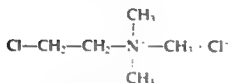
(٣) يقع هذا النبات العائلة المارفاة Convolvulaceae واسمه العلمى (Ipomoea nil) Roth وقد يطلق عليه أحياناً اسم (I. impatiens) وكلمة - a Ipomoea يونانية بمعنى الخشيشة المفلحة المفلحة وهو اسم ليس له مدلول معين هنا . وقد يعرف هذا النبات عربياً خطأ باسم بيت الشمن .



Amo-1618



phosfon D



CCC

شكل ١٩ - ٤ : التركيبات الكيميائية لمعوقات النمو (أمو ١٦١٨) (CCC) سيكوسيل (فوسفون) (د - ٣)

CCC تثبط إنتاج A^3 في مزارع فطر الجبريللا *Gibberella* ولكن هذين المعوقين لم يؤثرًا على نمو الفطر بأي طريقة أخرى. ومن هذه الدراسة والدراسات الأخرى نستطيع أن نستنتج ونستخلص أن أمو - ١٦١٨ ، سيكوسيل وفوسفون - د (Amo-1618, CCC) and Phosfon-D] تعيق نمو النبات وذلك بتثبيط البناء الحيوي للجبريلين (GA) (لاحظ شكل ١٩ - ٣). وبعض العلماء يجادلون في الرأي السابق ويعتقدوا أن معوقات النمو تنتج تأثيرها وذلك بتداخلها وتضاربها مع فعل الجبريلين أكثر من إعاقتها وإيقافها للبناء الحيوي للجبريلين بطريقة ما - يجب أن نتذكر مهما كان - أنه في الأنسجة النباتية إذا كانت الاستجابة للجبريلين تعتمد كلياً على الإمداد الخارجي منه *exogenous supply* فإننا نجد أن الجرعات القوية من معوقات النمو تكون ذات تأثيرات ضعيفة (43).

ومن خلال الدراسات الكشفية الكيميائية الجيدة تمكن وست west ومساعدوه من تحديد المكان الفعلي (الحقيقي) actual site لتثبيط (أمو ١٦١٨ ، وسيكوسيل وفوسفون - د) بالضبط وبدقة متناهية (14, 15, 65) - والثلاث معوقات السابقة الذكر توقف تحول مركب *geranylgeraniol pyrophosphate* إلى مركب *Copalyl pyrophosphate* وبذلك تعيق وتثبط بناء الكوارين *Kaurene* والمركبات الأخرى الجبريلينات التي تشتق من هذا المركب الوسطي (*kaurene*).

ومعيق الفوسفون د [phosphon-D] يبدو أنه أقل تخصصاً في أثره الشيطي بالمقارنة بلمو - ١٦١٨ والسيكوسيل - لأنه يثبط كذلك تحويل مركب copalyl pyrophosphate إلى كوارين kaurene (لاحظ شكل ١٩ - ٣) .

وبالإضافة إلى حمض الأبسيسيك abscisic acid فإن هناك مركبان من ثنائي الترينويد diterpenoids موجودان بصفة طبيعية وهما epiallogibberelli acid و atractyligenin يثبطان نشاط حمض الجبريليك - ولكن نحن نعلم القليل عن ميكانيكية هذا الشيط .

إنتقال الجبريلين Gibberellin transport

أسست معظم الدراسات التي تخص إنتقال الجبريلين في النبات على دراسة حركة الجبريلين المستعمل خارجياً externally applied أو الجبريلين النشط إشعاعياً والمستعمل خارجياً exogenous في السيقان المفصولة excised stem أو قطع الأعناق الورقية petioles أو قطع من غمد الريشة coleoptile .

وأظهرت هذه الدراسات أن إنتقال الجبريلين يكون في أغلبه غير قطبي nonpolar (على الرغم من أن بعض الباحثين يدعوا أنهم لاحظوا الإنتقال القطبي في بعض الحالات) . وينتقل الجبريلين (GA) في اللحاء تبعاً لنمط السريان flow pattern مشابهاً بذلك إنتقال الكربوهيدرات والمواد العضوية الأخرى ولقد عزل الباحثون الجبريلينات من العناصر الغبرالية (للحاء) ولقد وجد كذلك أن الجبريلين ينتقل في نسيج الخشب بسبب الحركة الجانبية lateral movement بين النسيجين الوعائيين ، ونحن لا نعرف الميكانيكية الفعلية أو الحقيقية لانتشار الجبريلين من مصدر تمثيله الحيوى إلى مكان عمله أو أثره (مراكز النمو) .

growth centers ، ويبدو أنه لا توجد ميكانيكية خاصة لانتشار وتوزيع الجبريلين خلاف الميكانيكيات المنظمة لحركة النواتج الأيضية metabolite في النظام الوعائى .

الاختبارات الحيوية Bioassays

على الرغم من أن الباحثين قد حسنوا من طرق عزل الجبريلين وعملوا طرق تحليلية كيميائية متقدمة خلال العقد الأخير ، إلا أن الاختبارات الحيوية لعبت دوراً مهماً خلال مراحل عزل وتحديد التركيب الكيميائى للجبريلين ، ونورد فيما يلى ملخصاً لبعض هذه الاختبارات الحيوية ذات الأهمية التاريخية :-

الذرة القذمية Dwarf Corn

وفي هذا الاختبار يستعمل محلول من حمض الجبريليك ويضاف إلى لوسين (Ligule) الورقة الأولى لبادرات الذرة القزمية ويسبب ذلك استطالة واضحة للعقدة التالية أو الغمد الورقي - ويحتاج هذا الاختبار لفترة عشرة أيام وله القدرة على كشف حوالي عشرة نانوجرامات nanograms من حمض الجبريليك (GA₃)

البسلة القزمية Dwarf pea

ويستعمل محلولاً من الجبريلين إلى البادرات ويتسبب ذلك في تشجيع استطالة الساق - وقياس طول السويقة الجنينية العليا epicotyl بعد خمسة أيام من بدأ الاختبار وهذا الاختبار حساس لكمية من الجبريلين في حدود واحد نانوجرام .

السويقة الجنينية السفلى للخس Lettuce hypocotyl

وفي هذا الاختبار - توضع البادرة بالكامل في محلول من حمض الجبريليك لمدة ٢ - ٣ يوم - ويؤخذ استطالة السويقة الجنينية السفلى كدليل على الاستجابة لحمض الجبريليك - والكمية الصغرى من حمض الجبريليك الممكن اكتشافها في هذا الاختبار - تكون في حدود ٠,١ نانوجرام .

ورقة الشوفان Avena leaf

تُحضر القطع الورقية لمدة ثلاثة أيام ثم تقاس الزيادة في الطول والكمية الصغرى الممكن اكتشافها في هذا الاختبار تكون في حدود واحد نانوجرام .

اندوسبرم الشعير Barley endosperm

وهذا الاختبار هو الأوسع انتشاراً - وفي هذا الاختبار تحضن أنصاف من حبوب الشعير (النصف الخالي من الجنين) في محلول حمض الجبريليك [GA₃] لمدة يوم واحد - وفي وجود الجبريلين فإن يُشجع نشاط إنزيم الأميليز amylase وتقل كمية النشا وتزداد كمية السكريات المختزلة - وهذا الاختبار له القدرة على كشف كميات قليلة من الجبريلين تصل إلى ٠,٢ نانوجرام من حمض الجبريليك [GA₃]

ورقة نبات الحميض Rumex leaf

إذا حصنت أقراص أو قطع أوراق الحميض في محلول من الجبريلين فإنها تحتفظ بالكوروفيل بكميات معنوية مدة أطول من معاملة المقارنة (الكنترول) - وفترة هذا الاختبار الحيوى تستمر تقريباً لمدة خمسة أيام - وتكشف عن كميات من حمض الجبريليك (GA₃) في حدود ٢, نانوجرام .

ولقد حوّر الباحث هذه الاختبارات الحيوية باستعمال خامات نباتية مختلفة - والاستجابات الرئيسية والأساسية المذكورة لكل اختبار حيوى تستعمل بصفة عامة لاكتشاف الجبريلينات في المستخلصات النباتية - وعلى الرغم من أن الباحثين قيموا وجود النشاط الجبريليني في المستخلصات النباتية باستعمال الاختبارات الحيوية - إلا أن التحليل الكيمائى والخصائص التركيبية الكيميائية للمركبات الموجودة قد عُينت بتعريض المستخلصات إلى التحليل الكروماتوجرافى الغازى gas chromatography - وإلى طرق مشتركة بين التحليل الكروماتوجرافى الغازى ومطياف الكتلة mass spectroscopy - كذلك طرق التحليل الكروماتوجرافى السائل تحت ضغط على high pressure liquid chromatography وطرق أخرى .

التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

تقارن الجبريلينات عادة في نشاطها البيولوجى بالأوكسينات وفي الواقع فإن هذين القسمين من الهرمونات النباتية في بعض الحالات يتشابهان في التأثير - فمثلاً يشجع كلا من الجبريلينات وأندول حمض الخليك IAA استطالة الخلية cell elongation - وتسبباً تكوين الثمار اللابنرية parthenocarpy ، ويشجعان النشاط الكميومى Cambial activity وبناء الأحماض النووية وبناء البروتين - وفي الواقع فإننا سنرى فيما بعد أن الجبريلينات تتشابه في نشاطها مع السيتوكينينات cytokinins . ويعتقد أن الهرمونات النباتية الكبرى major phytohormones تعمل عن طريق مستقبلات متشابهة Similar receptors أو مسالك أيضية متشابهة أو تركيبات خلوية متشابهة . وهذا المظهر من مظاهر النشاط الهرمونى النباتى هو أحد المجالات الشيقة والمهمة في الأبحاث الحديثة .

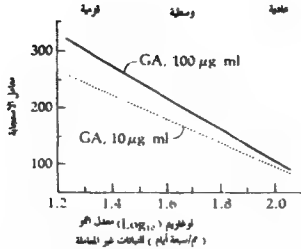
وستنطى في المناقشة التالية تأثير الجبريلينات على التقرم dwarfism « الخنبطة » والتزهير bolting and flowering - كذلك تثبيط الضوء لثمو الساق light-inhibited stem

growth - والثمار اللاذرية parthenocarpy وتحريك الكربوهيدرات المخزنة أثناء الإنبات mobilization of storage Carbohydrates during germination

التقزم الوراثي Genetic Dwarfism

من أهم الخواص الملفتة للجبريلينات هي مقدرتها في التغلب على الطرز المظهرية للتقزم الوراثي في نباتات معينة - وفي بعض الأحيان فإن التقزم الوراثي يرجع إلى طفرة جينية gene mutation ومن أحسن الأمثلة على ذلك هي إحدى طفرات نبات الذرة تسمى (d5) - dwarf 5- والتي ترجع إلى حدوث طفرة في جين واحد single gene mutation. ويظهر الطراز المظهري phenotype لهذه الطفرة قزماً بسبب نقص الجبريلينات - ويحدث التطفر إيقاف المسلك الأيضي لبناء الجبريلين في الخطوة بين Copalyl pyrophosphate والكوارين Kourene (لاحظ شكل ١٩ - ٣) - وكما هو معروف فبدون الكوارين لا تنتج الجبريلينات . وبصفة عامة فإن النباتات التي لها مثل هذا النموذج من التقزم تكون سلامياتها قصيرة ويكون حجمها في حدود ($\frac{1}{10}$) حجم النباتات العادية . وهذا السبب فإن استعمال الجبريلين لطفرة (d5) أو إحدى الطفرات الجينية المفردة المتقزمة single gene dwarf mutant مثل البسلة (Pisum sativum) والقول (Vicia Faba) وفاصوليا ملتفلورس (Phaseolus multiflorus) يتسبب في استئالة هذه الطفرات حتى تصبح غير مميزة عن نظائرها من النباتات العادية (الغير مطفورة) (4) وعندما يحدث تغير الطراز المظهري phenotype لنبات ما ذو طراز جيني واحد one genotype - وذلك باستعمال المعاملات الكيميائية أو الطبيعية - فإنه يماثل أو يحاكي mimic الطراز المظهري لنبات آخر ذو طراز جيني مختلف - تسمى هذه الظاهرة بالنسخة المظهرية phenocopy .

والجبريلينات لها تأثير قليل عندما تستخدم للنباتات العادية ويوضح شكل (١٩ - ٥) تأثير الجبريلينات على النباتات القزمية ومتوسطة الطول والعادية لنباتات البسلة - لاحظ عدم وجود الاستجابة في النباتات العادية والاستجابة الممتازة في نباتات البسلة القزمية - لاحظ أيضاً أن الاستجابة تزداد بزيادة تركيز الجبريلين المستعمل .



شكل ١٩ - ٥ : العلاقة بين معدل النمو والاستجابة لسلالات مختلفة من البسلة لحمض الجيريليك - ويسلوى
معامل الاستجابة متوسط الزيادة في النمو للنباتات المعاملة مقسومة على متوسط الزيادة في النمو للنباتات الغير معاملة
ومضروبة في رقم ١٠٠ .
From P.W. Brian and H.G. Hemming, 1955. *Physiol. Plant.* 8:669

وعلى الرغم من أن تقزم نباتات معينة يرجع إلى نقص الجبريلينات إلا أن بعض النباتات المتقزمة لا تستجيب للإضافة الخارجية للجبريلينات ولا يوجد بينها اختلاف في المحتوى الجبريليني وبين النباتات العادية - ويقترح بعض الباحثون أن مثل هذه النباتات المتقزمة ربما تحتوي على مستقبلات غير نشطة أو فعالة ineffective receptors أو بها إعاقه أيضية metabolic blockage أو من المحتمل أنها تحتوي على كمية زائدة من المثبطات الطبيعية natural inhibitors - وكل هذه الاقتراحات أو الافتراضات مهمة ولكنها ليست لها قيمة بدون الدليل التجريبي الكافي .

« الحَبْطَة » أى إنتاج الأفرع الزهرية^(١) وإزهارها

Bolting and Flowering

وبالإضافة إلى دور الجبريلينات في استطالة السلايميات - تقوم الجبريلينات بدور أو وظيفة العامل المنظم controlling factor للتوازن بين نمو السلايميات في النباتات ذات النمو المتورد^(٢) rosette وتطور إنماء الأوراق - وفي مثل هذه النباتات يكون تطور إنماء الأوراق غزيراً profuse ولكن نمو السلايميات يكون معاقاً - وقبل المرحلة التكاثرية مباشرة

(١) في العديد من النباتات يتكاثف عروج الأوراق من الساق القزمية ذات السلايمات الدقيقة جداً مثل الجزر والخس وذلك خلال فترة النمو الخضري وتظهر الأوراق كما لو كانت تخرج من الجذر - وبالتالي فإن مظهر نمو الأوراق يشابه تكسب بتلات الورد ولذا فإنه يميز عنها بالنباتات المتوردة المظهر - وإذا ما مهت فلهذه النباتات الظروف المواتية للإزهار فإن أفرع زهرية تسطيل لها وتحمل في النهاية أزهارها (أعضاء تكاثرها الجنسي) وقد تعرف هذه الحالة بين علماء الزراعة « بالحَبْطَة » .

تستطيل السلاميات بدرجة مذهشة وفي بعض الأحوال تستطيل السوق من خمسة إلى ستة أضعاف الارتفاع الأصلي للنبات .

وعادة يكون مثل هذا النوع من النباتات نباتات ذات نهار طويل متوردة rosetted long day plants والتي تحتاج إلى عدد من الساعات ذات حد أدنى من طول النهار لتستطيل سيقانها bolt وتزهو أو تكون مثل هذه النباتات المتوردة من النباتات التي تحتاج إلى التعرض للدرجات حرارة باردة Cold-requiring حتى تستطيل سيقانها وتزهو - فإذا حفظت هذه النباتات تحت ظروف اليوم القصير في الحالة الأولى ولم تتعرض للدرجات الحرارة الباردة في الحالة الثانية - فإن هذه النباتات تظل في الحالة المتوردة . ومعاملة هذه النباتات بالجبريلين أثناء هذه الظروف التي لو تركت فيها تلك النباتات لن تزهو - فإن هذه المعاملة تسبب استطالة سيقان هذه النباتات وإزهارها (41, 43, 70) ولقد تمكن الباحثون من فصل عملية استطالة الساق bolting عن عملية الإزهار وذلك بالتحكم في كمية الجبريلين المستعملة - وإذا كانت جرعة الجبريلين المستعملة صغيرة فإن السيقان تستطيل ولا تزهو النباتات (59)

وأدى فصل عملية استطالة الساق عن الإزهار في النباتات المتوردة والمعاملة بالجبريلين إلى اقتراح بعض الباحثين أن الإزهار يكون نتيجة غير مباشرة لمعاملة الجبريلين . وتنبه استطالة الساق يتطلب إنتاج العديد من المركبات اللازمة لاستمرار مثل هذا النمو السلمي (internodal growth) وبعض هذه المركبات سواء بوجودها أو بتركيزها ربما تؤدي في النهاية إلى تكشف الأصول أو المُنشِئات الزهرية floral primordia - هذا بالإضافة إلى أن معاملة النباتات ذات النهار القصير short-day plant بالجبريلين والموضوعة تحت ظروف الفترة الضوئية الغير ملائمة للإزهار لا يشجع إزهارها (66) . وفي الواقع ، على الأقل في حالة واحدة ، تسبب معاملة النباتات ذات النهار القصير بالجبريلين والموضوعة تحت الظروف المواتية والمشجعة للإزهار في الإقلال من أزهارها (23) .

ويرجع السبب في أن النباتات المتوردة تظل في الحالة المتوردة أو تستطيل سيقانها وتزهو إلى كمية الجبريلين الطبيعي الأصلي native gibberellin الموجودة في النبات - فمثلاً توجد بعض الأدلة توضح وجود كميات كبيرة من المواد الطبيعية المشابهة^(١) للجبريلين native gibberellin-like substances في النباتات المتوردة التي استطالت سيقانها

(١) لا يعني هذا أنها ليست جبريلينات ولكن يستخدم هذا الاصطلاح دائماً بين علماء الفسيولوجي حيث أنهم يستخدمون طرق التقدير الكيميائية والحوية ويعلن وجود مركبات معها تعطي نفس التأثير ولا يتم عليه الطرق الصرفة على التركيب الكيميائي للمادة أو المواد .

بمقارنتها بالنباتات المتوردة التي لم تستطع سيقانها - هذا بالإضافة إلى وجود تركيزات عالية من المواد المشابهة للجبريلين في نباتات الكريزانثم (*Chrysanthemum morifolium*) المتوردة صنف (شوكان shuokan) ذات الاحتياج لدرجة الحرارة المنخفضة والتي استطالت سيقانها، كذلك وجدت هذه التركيزات العالية في نبات الرد ييكيا (*Rudbeckia speciosa*)^(١) صنف ونديروث wenderoth ذو اليوم الطويل والتي استطالت سيقانه bolted بالمقارنة بالنباتات التي مازالت في الحالة المتوردة (22, 53).

ويشمل تأثير الجبريلين على عملية إنتاج الأفرع الزهرية (الخبطة) bolting على عمليتي انقسام اخلية cell division واستطالة الخلية cell elongation. وتبدى النباتات التي تستجيب لمعاملة الجبريلين زيادة واضحة في معدل انقسام الخلية في المنطقة المرستيمية التحت قمية subapical meristem - كما أثبت هذا في الأبحاث الخاصة بمعوقات النمو والتي تضاد الجبريلين - وعلى سبيل المثال فإن معوقات النمو [أمو - ١٦١٨، سيكوسيل، فوسفون - د] تعيق التخليق الحيوي للجبريلين - وهذه المواد تثبط انقسام الخلايا في منطقة تحت القمة بينا تزيد الاتساع أو التمدد الجانبي Lateral expansio للقمة apex - ولكن إذا استعمل الجبريلين مع أحد هذه المعوقات - فإن تأثيرها يحدث له تعادل neutralized (62) - لاحظ شكل (١٩ - ٦).

تثبيط الضوء لنمو الساق light-inhibited stem growth

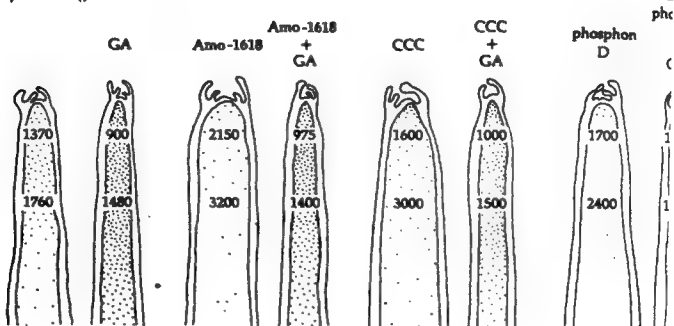
إذا قارنا نمو الساق في النبات ذو الشحوب الظلامي etiolated بنمو الساق في النبات النامي في الضوء فإننا نستطيع أن نستخلص حالا وبسرعة أن للضوء تأثيراً مثبطاً لنمو الساق - واستخدام الجبريلينات إلى بعض النباتات المعينة والنامية في الضوء يؤدي إلى زيادة كبيرة في نمو سيقانها.

هل توجد علاقة أو تفاعل بين الجبريلين الداخلي endogenous gibberellin والضوء المحتص بالنبات ؟ وأدت ظاهرة انعكاس أثر الضوء المثبط لنمو الساق باستخدام الجبريلين إلى اقتراح أن الجبريلين الداخلي يشكل عاملاً محدداً limiting factor في نمو الساق - والخلاصة الأكثر وضوحاً هو أن الضوء يسبب تثبيطاً لنمو الساق عن طريق تخفيضه لمستوى الجبريلين المتاح أو الميسور في النبات، وهذا التثبيط الضوئي يمكن

(١) يجمع هذا النبات العائلة المركبة Compositae ويعرف بالجزائرياً بـ *Candelabra* وهو من نباتات الزينة. اسم النوع *Speciosa* أي ذو المظهر البديع Showy أو good looking - أما اسم الجنس فهو تحليفاً للذكرى عالم النبات السويدي Olof Rudbeck الذي عاش في الفترة ما بين ١٦٦٠ - ١٧٤٠ وعاصر ليويس Linnaeus.

(الكثرة والكثرة)

المحولات



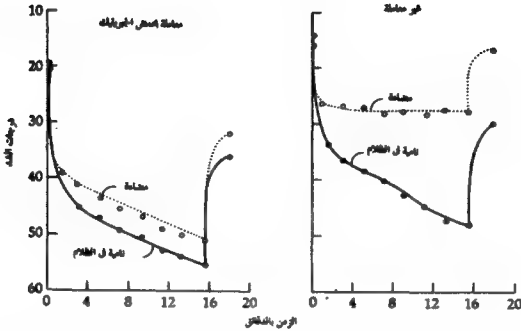
شكل ١٩ - ٦ : كفاءة ونموذج النشاط الانقباضي في نسيج نخاع ساق الكروماتوسوم *chromatosome* والمعالجة بمحولات الجبريلين - ١٦١٨ وسكوسيل وفوسفون - د وذلك في وجود أو عدم وجود حمض الجبريليك (GA) - وكل نقطة تمثل مقداراً واحداً من الانقسام الموزعي - ومثلت الجبريلين في منطقة تحت القمة ولكن سبب الانساع الجانبي للقمة .

عن : From R.M. Sachs and A.M. Kofrank, 1963, Am J. Bot 50: 772

التغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجي *exogenous*، على النبات ولكن الأبحاث قد ألقت الشك على هذا الحل البسيط .

ولقد أوضح لوكهارت (44) Lockhart أن زيادة مستوى الجبريلين المتاح أو الميسور بسبب زيادة مطاوعة أو لئونة *plasticity* جدر الخلايا الحديثة - ولقد ذكرنا سابقاً أهمية لئونة (مرونة) (*plasticity*) الجدار الخلوي في استطالة الخلايا - ولقد أثبت لوكهارت Lokart كذلك أن مرونة الجدار الخلوي تنقص في الخلايا النامية في الضوء (لاحظ شكل ١٩ - ٧) .

واستخدام الجبريلين يبطئ تأثير الضوء المنقص (المنخفض) لمرونة الجدار الخلوي - وأنت الأدلة التي تبين أن الإشعاع الأحمر يبطئ تحول منشئ الجبريلين إلى جبريلين - من دراسة استطالة ساق الفاصوليا العادية *Phaseolus vulgaris* (46) - ومن الواضح أن تثبيط الضوء الأحمر لاستطالة الساق يمكن أن يتغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجي في



شكل ١٩ - ٧ : لدونة الجدار الخلوي للخلايا التي تسقط في ساق البسلة صنف آلاسكا والحامية في الظلام والضوء وكانت الإضاءة تتكون من ثلاث ساعات من الضوء الأحمر - واستعمل حمض الجيريليك قبل الإضاءة بثلاث ساعات - قيس لدونة الجدار الخلوي بكمية الانحناء المتبقى بعد إزالة الوزن (الغل) ولم تقل اللدونة بالإضاءة في حالة استعمال حمض الجيريليك .

عن : From R.M. Klein, ed, 1961. Plant Growth Regulation. Ames: Iowa State University Press.

التجربة السابقة الذكر أى أنه في هذا النبات على الأقل يوجد الدليل على أن الضوء يسبب نقصاً في مستوى الجيريلين في النبات .

ومن الجدير بالذكر أن أبحاث موهر ، موهر - أبوهن Mohr, Mohrd Appuhn, (51,50) دلت على أن هناك جدلاً وشكاً في نظرية الضوء المسبب لانخفاض مستوى الجيريلين في النباتات . ولقد وجد أن استطالة ساق بادرات المستردة (الخردل) mustard النامية في الظلام ينشط ويحفز أيضاً باستعمال الجيريلين - وفي الحقيقة فإن تركيزات الجيريلين اللازمة للحصول على أقصى استجابة تكون واحدة لكل البادرات النامية في الضوء والنامية في الظلام - وهذا لا يتأتى إذا كان الضوء يسبب خفضاً لمستوى الجيريلين المسور في النبات - ويوجد احتمال أن الضوء يشجع إنتاج المثبطات inhibitors والتي تتعارض وتتدخل مع نشاط حمض الجيريليك (GA) في استطالة الساق - ولقد وجد الدليل المدعم لهذه الإمكانية أو الاحتمال في الدراسات الخاصة بنشاط حمض الجيريليك في استطالة ساق البسلة (33,37) .

ونحن لا نعرف ما إذا كانت الاستطالة التي يسببها الجيريلين والتثبيط الذي يسببه

الضوء لنمو الساق يعملان باستقلال عن بعضهما البعض - وفي إمكاننا إعطاء الدليل لكل من الرأيين .

الثمار اللابذرية Parthenocarpy

في مناقشتنا السابقة وصفنا استعمال الأوكسين auxin في تكوين وتطور الثمار اللابذرية parthenocarpy - وفي خلال السنوات الأولى بعد هذا الاكتشاف ظن العلماء أن النشاط الأوكسيني بعد الإخصاب fertilization يمثل أو يشكل الميكانيكية الأساسية لتطور الثمار - وفي الواقع فإن إحلال الأوكسين الخارجى exogenous auxin محل عملية الإخصاب أصبحت مجازفة ذات قيمة عالية في نمو الثمار الاقتصادية - ولكن ليست الأوكسينات هي هرمونات النمو الموجودة طبيعياً الوحيدة القادرة على إحداث الثمار اللابذرية - ولقد وجد أن الجبريلينات يُعَوَّل عليها بدرجة كبيرة لإنتاج وعقد الثمار fruit-set لا بذرياً - وفي حالات عديدة تكون أكثر نشاطاً عن الأوكسينات الطبيعية والأصلية من هذه الوجهة - وفي الواقع توجد أمثلة عديدة أثبتت فيها أن الأوكسينات غير فعالة أما الجبريلينات فكانت فعالة (16) . ومن أمثلة ذلك الثمار التفاحية والحجرية فهي لا تستجيب بصفة عامة لمعاملة الأوكسينات (77) - ولكن الجبريلينات سببت نمو الثمار التفاحية لا بذرياً (47, 13) وكذلك الثمار الحجرية (61, 12) . وبما لا شك فيه أن الجبريلينات الطبيعية والأصلية والمواد المشابهة للجبريلين تلعب دوراً كبيراً في تطور الثمار تحت الظروف الطبيعية - ولم يعرف بالضبط هل هذه الظاهرة تمثل أثراً مباشراً للجبريلينات أو تمثل تفاعلاً بين الجبريلينات والأوكسين الطبيعي والأصل في النبات - ونحن نعرف على أى حال أن البنور الحديثة في أثناء تطورها تحتوي على كميات عالية نسبياً من الجبريلين - وعندما تنضج البنور ويقل النمو لاحظ الباحثون أن انخفاض محتوى الجبريلين يكون ملازماً لذلك . والجبريلين المنتج أثناء تطور البنور ينتقل على الأرجح خارج البنور إلى أنسجة الثمرة حيث يبدى أثره في التحكم في تطور الثمرة .

تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات

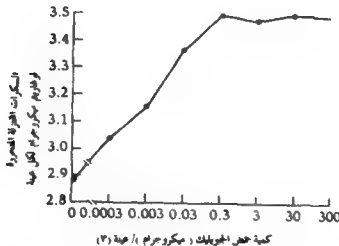
Mobilization of Storage Compounds During Germination

يُظهر القِطَاع الطول في إحدى حبوب النجيليات أن الجزء الأكبر من جسم الحبة يتكون من الجنين والأندوسيم - ويتكون الأندوسيم من كتلة من الخلايا المحملة بالنشا ومحاطة بطبقة من الخلايا تسمى طبقة الألهرون aleurone . وبالطبع فإن الجنين يمثل نبات

المستقبل - ويعتمد نمو الجنين أثناء الإنبات على تحرك النشا المخزن في الإندوسيرم ونحن نغنى بالتحرك mobilization بالتحطيم أو الانحلال الإنزيمى للنشا المخزن إلى سكرات بسيطة وانتقال هذه السكريات إلى الجنين - حيث تمدّه بمصدر الطاقة اللازم للنمو .

وحتى عام ١٩٥٨ م كان العلماء يظنون أن الأندوسيرم يلعب دوراً سلبياً في عملية الإنبات وأن الجنين يعطى الإنزيمات لتكسير وانحلال وتحريك النشا الاحتياطي والمخزن في الأندوسيرم ولكن العالم الياباني يومو Yomo (80) أثبت أن أندوسيرم الشعير المفصول عن الجنين والمخضن معه في نفس دوارق المزرعة تحت الظروف الهوائية - أعطى نشاطاً لإنزيم الأميليز ولم يلاحظ أى نشاط لإنزيم الأميليز في دوارق المزرعة الخاصة بالجنين وبالأندوسيرم المخضنان بمفرديهما فقط . واستنتج يومو Yomo من هذه التجربة أن نشاط إنزيم الأميليز في الأندوسيرم يتحكم فيه عامل غير معروف ينتجه الجنين - ولقد استخلص كل من يومو Yomo (81,82) وبالج Paleg (55,56) من تجاربهما المستقلة أن هذا العامل الغير معروف كان الجبريلين (لاحظ شكل ١٩ - ٨) .

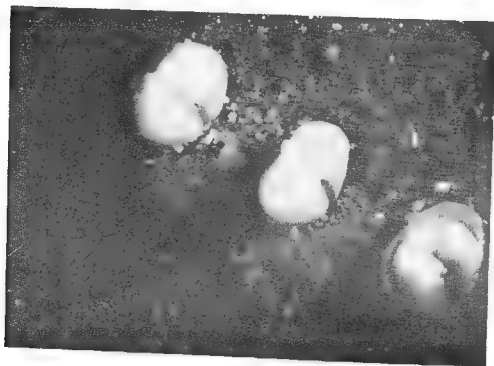
وكلا من الباحثان المذكوران سابقاً أثبتا أن الجبريلين المستعمل خارجياً أمكنه تنبيه وتنشيط إنزيم الأميليز في إندوسيرم الشعير المفصول isolated .



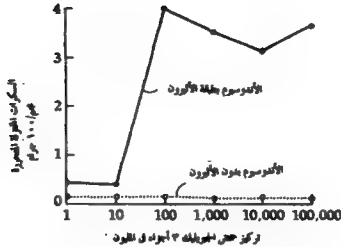
شكل ١٩ - ٨ : تكسير أو تحلل النشا في نسيج الأندوسيرم والذي يسهل الجبريلين بعد التحضين لمدة ٢٤ ساعة .

ولقد كان بالـ Pales (55,56,58) قادراً لأن يثبت أن إنزيمات ألفا - أميليز وبيتا - أميليز كانا موجودين في بيئة المزرعة المحتوية على الإندوسيم المعامل بالجبريلين . ويوضح شكل (١٩ - ٩) انحلال نشا الإندوسيم تحت تأثير حمض الجبريليك في حبوب الشعير والتي أنزل منها الجنين .

وأظهرت الدراسات بعد ذلك بسرعة أن طبقة الألورون هي التي تكون حساسة لحمض الجبريليك - وكما هو مشاهد في شكل (١٩ - ١٠) أن إزالة طبقة الألورون تجعل الإندوسيم غير حساس بالكامل للمعاملة بالجبريلين (48) - وأظهرت الدراسات التالية أن معاملة طبقة الألورون المفصولة بحمض الجبريليك (لاحظ شكل ١٩ - ١١) يسبب إفراز الإنزيمات التحليلية اللازمة لمضم نشا الإندوسيم 6, 57, 72, 73 - ونقول في النهاية أن دراسات الميكروسكوب الإلكتروني أظهرت أن معاملة طبقة الألورون بحمض الجبريليك يسبب تأثيراً عميقاً في التركيب اللانهائي (الدقيق) ultra structure لهذا النسيج (27) وتكون التأثيرات واضحة في حبوب الألورون aleurone grains وأغشيتها .



شكل ١٩ - ٩ : أنصاف حبوب الشعير المعقمة والمعاملة على سطحها بنصف سم^٣ ماء (يسار) ، واحد جزء في المليون من حمض الجبريليك (في الوسط) مائة جزء في المليون من حمض الجبريليك (يمين) - وأخذت الصور الفوتوغرافية بعد ٤٨ ساعة من المعاملة - ويلاحظ أن مضم أو انحلال النشا حدث في أنصاف الحبوب المعاملة بحمض الجبريليك .



شكل ١٩ - ١٠ : تأثير حمض الجبريليك و GA على تحلل النشا في نسيج الأندوسوم بطبقة الألوون - وبدون طبقة الألوون .

From data of A.M. MacLeod and A.S. Miller, 1962. J. Inst. Brewing 68:322. Redrawn from J. van Overbeek, 1962. Science 152:721 Copyright 1962 by the American Association for the Advancement of Botany.

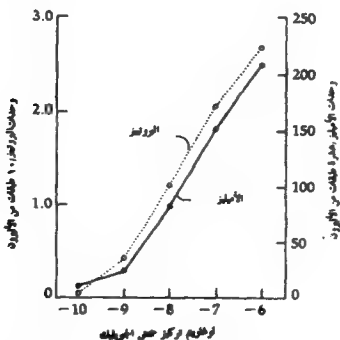
وأظهرت النتائج المتحصل عليها بعد عزل طبقة الألوون من حبوب الشعير وتحضيرها مع حمض الجبريليك - يوضح أن خلايا الألوون تفرز الإنزيمات التحليلية المختلفة - وهي ألفا - أميليز α -amylase ، ريبونيكليز ribonuclease ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز β -1,3-glucanase ، بروتيز protease ، بيتا ، أميليز β -amylase وكذلك على الأرجح بعض الإنزيمات التحليلية الأخرى التي لم تعرف هويتها . وتبعاً لأبحاث فارنر ومساعدوه (72,73) Varner وبنيت وكرزويل Bennett and Chrispeels (2,8,9,10) والتي أظهرت بوضوح مع استثناء لإنزيم بيتا - أميليز - أن الإنزيمات السابقة الذكر تخلق من جديد de novo كنتيجة لتنبه حمض الجبريليك لخلايا الألوون - أما لإنزيم بيتا - أميليز فيكون مكتمل التكوين ولكنه يفرز فقط في وجود حمض الجبريليك .

وبقصد التخليق من جديد لإنزيمات - التحليل المائي hydrolases بأنها تتكون حديثاً بعد تنبيه حمض الجبريليك لخلايا الألوون - وبالعكس فإن إنزيم بيتا - أميليز يكون موجوداً في الصورة التي خلق بها سابقاً كبروتين غير نشط . والذي في وجود حمض الجبريليك يصبح نشطاً ويفرز .

ولقد تمكن فارنر Varner باستخدام نظير الأوكسيجين الثقيل في الماء ($H_2^{18}O$) من إثبات التخليق الجديد de novo synthesis لإنزيم ألفا - أميليز والبروتيز . وتتضمن

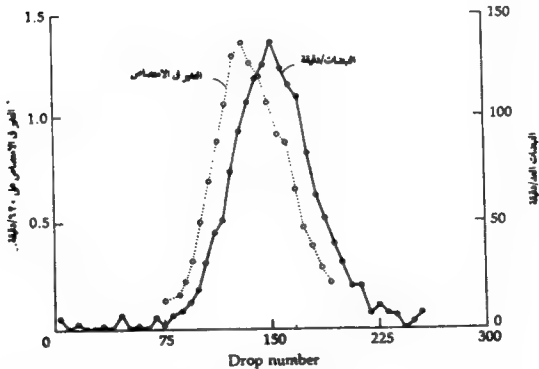
الأحداث المبدئية في تنبيه خلايا الأليرون بـ حمض الجبريليك - تحلل البروتينات المخزنة - وكما هو معروف فإنه أثناء تحلل الببتيدات peptide - يحتاج تكوين مجموعة الكربوكسيل للأحماض الأمينية الحرة (الناتجة عن التحليل) إلى إضافة الماء - فإذا حضنت خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك GA_3 والماء الذي به الأوكسيجين الثقيل ($H_2^{18}O$) - فإن الأحماض الأمينية الناتجة عن التحليل تكون موسومة بالأوكسيجين الثقيل (^{18}O) - وهكذا في الخطوات التالية عندما تتكون الإنزيمات الجديدة (الفـا - أميليز ، بروتيز ، وهكذا) - أى تخلق من جديد de novo - فإن تركيبها الابتدائى يتكون من أحماض أمينية موسومة أى مميزة ذرياً - وتكون هذه الإنزيمات أثقل عن مثيلاتها المنتجة عند تحضين خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك مع الماء العادى ($H_2^{16}O$)

وتسمى العملية التى يتم بواسطتها تكوين إنزيمات جديدة (بروتينات) موسومة بنظير ثقيل باسم كثافة الوسم (الترقيم) density labeling وبمجرد أن تتحرر الإنزيمات من خلايا الأليرون ويدب فيها النشاط - يعمل مستخلصات لعينات المقارنة (الكنترول) - ومستخلصات للبروتين ذو الكثافة - الموسومة density-labeled -



شكل ١٩ - ١١ : تحور إنزيمى الأميليز والبروتيز من طبقات الأليرون كاستجابة للتركيزات المختلفة من حمض الجبريليك GA_3 .

ويجرى لهذه المستخلصات نوعاً ما من أنواع الطرد المركزي المتوازن يسمى (isopycnic equilibrium centrifugation) على سرعة ٤٥,٠٠٠ (لفة في الدقيقة) لمدة سبعين ساعة في محلول متدرج من كلوريد السيزيوم cesium chloride - والنتائج موضحة في شكل (١٩ - ١٢) - وكما يمكن أن نرى أن الجزء البروتيني الأثقل يدل على وجود الأوكسيجين الثقيل (^{16}O) وفي خلايا الأليرون التي أمدت بالماء الذي به الأوكسيجين الثقيل (H_2^{16}O) فإن الأوكسيجين الثقيل يدمج في مجاميع الكربوكسيل الناتجة عن تحلل البروتينات الموجودة - وتدمج الأحماض الأمينية الموسومة بدورها في إنزيم ألفا أميليز المخلق من جديد (do novo) - وتدل البراهين على أن جميع الأميليز المتكون تحت تأثير حمض الجبريليك يخلق من جديد من الأحماض الأمينية التي تحررت من تحلل البروتين الذي كان موجوداً سابقاً .



شكل ١٩ - ١٧ : التوزيع النسبي للنشاط الإنزيمي لإيزم - ألفا - أميليز الموسوم به (^{16}O) - وإنزيم ألفا - أميليز الموسوم به ^{18}O من خلايا الأليرون المعاملة بمحلول الجبريليك (GA) والمعالجة بنظام الطرد المركزي المتوازن isopycnic equil. Centrif. لاحظ أن توزيع إنزيم ألفا - أميليز الموسوم به ^{18}O والمخلق في خلايا الأليرون المعاملة بمحلول الجبريليك و GA و H_2^{18}O يكون ذو كثافة أعلى بالمقارنة بألفا - أميليز الموسوم ^{16}O .

آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات

Mechanism of Action of Gibberellins

إن حث النشاط الإنزيمى فى الأندوسيرم بمحمض الجبريليك (GA₃) أدى إلى اقتراح أن العمل أو الفعل الأساسى لهذا المنظم لنمو النبات ربما يكون كما هو الحال مع الأوكسينات قريباً من مستوى الجين gene . وفى الواقع - فإن الدراسات قد أظهرت أن هناك أربع إنزيمات على الأقل تخلق من جديد de novo نتيجة للمعاملة بالجبريلين وهى إنزيمات ألفا - أميليز ، وريبونيكليز ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز (α -amylase, ribonuclease 1,3-glucanase 29, 73 β) - وهذا البرهان يدل بالتأكيد على مشاركة RNA المخلق جديداً كنتيجة لتنشيط DNA من خلال كبح derepression أو تنشيط activation جين واحد أو أكثر - ولقد نالت هذه النظرية دعماً من الحقائق التى دلت على أن المركبات التى تثبط تخليق RNA وهى (8- azaguanine, actinomycin-D) - أزاجوانين و أكتينوميسين

د - وكذلك المركبات التى تثبط تخليق البروتين وهى الـ "cycloheximide and puromycin" سيكلوهكسيميد و بيوروميسين كلها تثبط تخليق الإنزيمات الذى يسببه الجبريلين فى طبقات الأليرون (72, 73) .

وأبسط التوضيحات لسلسلة الوقائع - هى أن الجينات الخاصة بإنزيم ألفا - أميليز أو البروتيز - تكون مكبوحة قبل إنبات البذور - وفى خلال مرحلة الإنبات المبكرة يفرز - بين عامل مؤثر effector وهو حمض الجبريليك - الذى ينتقل إلى خلايا الأليرون وبمجرد أن يصل إليها يسبب تنشيط أو فك كبح derepression الجينات المتحكمة فى تخليق الإنزيمات (ألفا - أميليز ، بروتيز ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز) .

وجزء DNA المنشط أو المفكوك كبحه ينتج RNA جديداً والذى بدوره ينتج بروتيناً جديداً . ولقد تلقى هذا التوضيح دعماً من أبحاث إيفينز وفارنر (17) Evins & Varner - فلقد وجدوا أن هناك زيادة فى تكوين البولى ريبوزومات polyribosomes وزيادة فى تخليق الريبوزومات ribosomes والشبكة الأندوبلازمية بعد ٢ - ٤ ساعات من المعاملة GA₃) لخلايا طبقة الأليرون المعزولة (نظام الأليرون المعزول) - هذا بالإضافة إلى أن الدراسات قد أظهرت أن البولى ريبوزومات المتكونة حديثاً تكون مسئولة على الأقل عن بعض الإنزيمات المتكونة من جديد (ألفا - أميليز) فى نظام خلايا الأليرون المعزول (17) .

ومن المهم أن نلاحظ بالإضافة إلى مثبطات الـ RNA ومثبطات تخليق البروتين السابقة الذكر - أن المثبطات الموجودة طبيعياً مثل حمض الأبسيسيك (ABA) تثبط أيضاً تخليق الإنزيمات التي يسببها حمض الجبريليك في طبقات الأليرون الخاصة بحبوب الشعير (7, 8, 9, 10, 17) ويشبه تأثير حمض الأبسيسيك (ABA) من هذه الناحية تأثير ٨ - أزاجوانين (8-azaguanine) وهو مثبط لتخليق RNA .

ويبدو أن الجبريلينات لها المقدرة على إعاقه شيخوخة الأوراق لأنواع معينة من النبات - ويبدو أن هذا الأثر له علاقة بمقدرة الجبريلينات في أن تسبب تخليق بروتينات و RNA جديديان - وباستطاعتنا أن نشاهد أثر الجبريلين على شيخوخة الأوراق وذلك بعمل تجربة معملية بسيطة - وفي هذه التجربة فإننا نقارن احتفاظ الأقراص الورقية لنبات الحميض Rumex بالكلوروفيل - وذلك في حالة وضعها طافية على محلول من الجبريلين - بالأقراص الورقية الطافية على الماء (معاملة المقارنة) - ونجد أن الأقراص الورقية الطافية على محلول الجبريلين تحتفظ بصبغة الكلوروفيل لمدة أطول من الوقت بالمقارنة بمثيلتها الطافية على الماء .

ومن المعروف أن الإصفرار هو أول إشارة أو علامة مرئية للشيخوخة ويكون مصحوباً بتخفيض المقدرة على تخليق البروتين و RNA .

تفاعل الجبريلين مع DNA

Gibberellin Interaction with DNA

إذا كانت الهرمونات النباتية phytohormones مثل الجبريلينات تنشط وتنبه تخليق RNA والبروتين وتحث تخليق إنزيمات خاصة - فمن المحتمل جداً أن يحدث تفاعل بين DNA أو/مع RNA والجبريلينات النشطة active gibberellins - والمعلومات المتاحة تقترح بشدة على الأقل أن بعض الأوكسينات، والسيتوكينينات والجبريلينات تؤثر على الخواص الطبيعية لحمض دى او كسى ريبونوكليك (28, 35) DNA - فمثلاً لقد وجد أن إندول حمض الخليك (I.A.A) والكينيتين Kinetin وحمض الجبريليك (GA₃) عندما

لدى أن الهرمونات النباتية السابقة الذكر يبدو أنها تؤثر في التفاف coil لولب (حلزون) الـ DNA (DNA helix) ويقللوا من درجة ارتباط الكروماتين مع البروتين chromatin-protein وذلك في تجارب أنابيب الاختبار in vitro (28) ولقد وجد أيضاً أن حمض الجبريليك و GA يرتبط بصفة خاصة بمزيجات DNA الغنى بقواعد أدينين - ثيمين

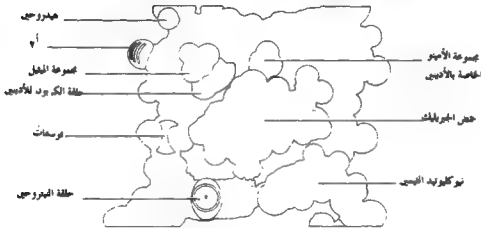
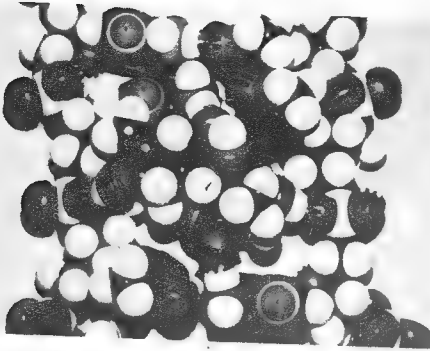
adenine-thymine (36, 53) وارتباط حمض الجبريليك مع DNA بسبب تكوين عقداً أو عرواً على شكل دائري في حمض دى اوكسى ريبونوكليك النووى nuclear DNA - فضلاً عن ذلك فقد وجد سنير ، كسلر Snir & Kessler (68) أن هناك تفاعلات تعاونية synergistic وتضادية antagonistic بين بروميد الأثيديوم ethidium bromide وبين حمض الجبريليك و GA في تشجيع نمو السويقة الجنينية السفلى للخيار cucumber والمعروف أن بروميد الإثيديوم ethidium bromide عامل مقحم بينى intercalating agent أى أنه يرتبط مع DNA بين أرواح القواعد المتتابعة - وهذا يؤدى إلى اقتراح أن الجبريلينات والمهرونات النباتية الأخرى من المحتمل أن تعمل بطريقة مشابهة لبروميد الأثيديوم .

ولقد أوضح عمل ويزام ، وهندرى وتشبان Witham, Hendry & Chapman مع نماذج الحشو الفراغية space- filling models أن التفاعل بين DNA والمهرونات النباتية محتمل الحدوث من الوجهة الكيميائية (25, 76) - ولا نعرف بالضبط ما إذا كانت هذه التفاعلات بين الهرمونات النباتية و DNA تكون مهمة للمجال الفسيح من الاستجابات الكيميائية الحيوية والفسيولوجية لهذه الهرمونات أم لا - وما زالت هذه النقطة افتراضية حتى الآن .

هذا ويمكن استخدام نماذج الحشو الفراغية لحمض الجبريليك و GA لنرى احتمال حدوث إقحام بينى للمهرونات النباتية داخل جزىء DNA (لاحظ شكل ١٩ - ١٣) . لذلك فإن المعلومات الكيميائية اللازمة لتركيب هرمون نباتى محدد والذى أقحم بين جزىء DNA تؤدى على الأرجح إلى محور القالب أو الطبعة template التى تتحكم فى العديد من الاستجابات الخاصة بالنمو وكذلك فى الواقع دفع أو حث الإنزيمات على أقل تقدير .

تفاعلات الجبريلين والأوكسين Gibberellin and Auxin Interactions

تقارن الجبريلينات عادة بالأوكسينات فى نشاطها البيولوجى - ويوضح جدول (١٩ - ١) ملخصاً للتأثيرات الكبرى لهذين القسمين من الهرمونات - ولقد عرفنا أن الجبريلينات تكون نشطة على نظم نمونباتية عديدة - والتى تكون الأوكسينات نشطة فيها أيضاً مثل استطالة الخلايا ، عقد الثمار والأزهار ، ويتبادر إلى ذهن الإنسان السؤال - عما إذا كانت الجبريلينات تعمل من خلال توسط (وساطة) الأوكسينات auxin- mediation أى أن الجبريلينات تشجع تخليق ، أو انتقال أو عمل أو تثبيط



شكل ١٩ - ١٣ : نموذج حشو - فراغى يوضح التفاعل الذى يكون على درجة عالية من الدقة بين الجبريلين و DNA
Photo by F.H. Witham.

الأوكسينات فى النبات - وتكمن الإجابة عن هذا السؤال فى الدراسة الخاصة بأثر الجبريلين على نبات البسلة المتقزم (9) (progress No. 54) .

واستعمال الجبريلين لهذا النبات الأخضر الكامل يسبب استطالة السلاميات بدرجة كبيرة - وعلى النقيض من ذلك فإن استعمال إندول حمض الخليك يكون عديم الأثر - وإذا فصلت السلاميات ووضعت فى بيئة بها محاليل منظمة buffered medium - فإن استجابة هذه السلاميات إلى كل من إندول حمض الخليك وحمض الجبريليك كل على

حدة تكون طفيفة - أما إذا أضيف الإثنان مع بعضهما (GA + IAA) في البيئة فإننا نلاحظ أثرهما التعاوني synergistic effect الواضح على استطالة السلايمات (أكثر من التأثير الإضافي) - والاقتراح المقدم لتفسير هذه الظاهرة هو أن حمض الجريليك يعتمد على إنزول حمض الخليك في إظهار أثره . وأن السلايمات المفصولة excised قد أبعدت عن المرستيم القمي apical meristem والذي تحصل منه على الإمداد الأوكسيني - وبإضافة الأوكسين إلى محلول البيئة خفف من هذا النقص - هذا بالإضافة إلى أن النباتات المفصولة القمة decapitated plant لا تستجيب لاستخدامات حمض الجريليك (1) - هذا وقد اثبتت العديد من الدراسات أن الجريلينات والأوكسينات مختلفة تماماً وأنها تعمل باستقلال عن بعضها البعض . فمثلاً وجد أن قطع ساق البسلة ذات الشحوب الظلامى تستجيب لكلا من الجريلين وإنزول حمض الخليك عند استعمالهما

جدول ١٩ - ١ : ملخص لبعض التأثيرات الكبرى للأوكسينات والجريلينات .

الجريلينات	الأوكسينات	النشاط الاستجابي
ليس له تأثير	يشجع	السادة القمية .
ليس له تأثير	يشجع	استطالة عمود ريشة الشوفان
يشجع	ليس له تأثير	استطالة الساق والأزهار في نباتات ذات النمو المتعدد
ليس له أثر	يشجع	ذات الحولين والغير مرتبة وكذلك ذات اليوم الطويل
يشجع	ليس له تأثير	تكوين الكلى في نخاع الدخان
		احتفاظ الأوراق المفصولة بالكوروفيل
يشجع	يشجع	نمو السويقة الجهبينة السفلى الكاملة الخاصة
ليس له تأثير	يشجع	نبات الحيار
يشجع	ليس له تأثير	نمو قطع الساق لنبات البسلة القزمي
ليس له تأثير	يشجع	نمو الساق الكامل لنبات البسلة القزمي
ليس له تأثير	يشجع أو يبطئ	حركة الاستجابة الموضعية العلوية
يشجع	يشجع	تساقط الأوراق
في بعض الأحيان لا يشجع في السوق أما الجذور فليس له تأثير عادة	يشجع في السوق وليس له تأثير في الجذور	تكوين الثمار اللاابرية (الطماطم)
		الاتصال القضي
ليس له تأثير	يشجع	تشقة الجذور
ليس له تأثير	يشجع	نمو الجذور
يشجع	ليس له تأثير	إنبات البذور وكسر الكومن

بمفردهما - وعندما يستعملتا مع بعضهما فإن تأثيرهما يكون إضافي ليس إلا (فقط) 32,60 additive وهذا يدل على أن لكل منهما عمله المستقل، وفي الواقع فلقد وجد هلمان ويرفرز Hillman & Purves أن حمض الجبريليك قد شجع استطالة قطع ساق البسلة مع وجود مستويات مثبطة من إندول حمض الخليك ومرة ثانية يدل هذا على الفعل المستقل لكل منهما - وأخيراً فإن تأثير حمض الجبريليك في تحريك الكربوهيدرات المخزنة في اندوسيرم الشعير لا يحتاج إلى توفر أو وجود الأوكسين الداخلي endogenous auxin (11) ولقد وجد الباحثون أن المثبطات التنافسية competitive inhibitors لنشاط الأوكسين (IAA) أى مضادات الأوكسين antiauxin تكون غير تنافسية مع الجبريلينات وذلك في استطالة قطع سيقان البسلة (32) - بمعنى أن زيادة تركيز الجبريلين لا تتغلب على الأثر المثبط لمضاد الأوكسين « المثبط التنافسي للأوكسين » .

ويعتقد كثير من الباحثين أن الجبريلينات ربما يكون لها تأثير على إنزيم أكسدة إندول حمض الخليك (أوكسيداز إندول حمض الخليك) IAA-oxidase يكون نتيجته وجود ميكانيكية لتوفير الأوكسين - أى أن مستوى الأوكسين يرتفع في النبات نتيجة لتأثير الجبريلين على إنزيم أوكسيداز إندول حمض الخليك .

وأظهرت الأبحاث أن حمض الجبريليك يثبط جزئياً نشاط إنزيم أوكسيداز إندول حمض الخليك IAA oxidase في المستخلص الإنزيمى المزرعة نسيج الثورم التاجى الذى يسيبه قطر (Parthenocissus tricuspidata) (75) . وقد وجد جالستون ومك كيون Galston & McCune (20) أن معاملة نباتات البسلة والبررة القزميتين بالجبريلين يخفض نشاط إنزيم أوكسيداز إندول حمض الخليك في كلا النباتين . وهذه الظاهرة تؤدى إلى حماية أو وقاية الأوكسين الداخلى من الأكسدة وناقشنا سابقاً الدور الرئيسى لفوق الأوكسيدات peroxide - كمكون في نظام أوكسيداز إندول حمض الخليك IAA oxidase - ولكن تجارب هلمان ويرفرز Hillman & Purves (26) التى أظهرت أن الجبريلينات تشجع استطالة قطع الساق لنبات البسلة الشاحبة ظلامياً وذلك في وجود تركيزات مثبطة من إندول حمض الخليك - ويبدو أن هذه النتائج تتعارض مع أى اقتراح يفيد أن الجبريلينات تعمل من خلال ميكانيكية توفير أو حماية الأوكسين في النبات - لذلك لا بد أن ندخل في الاعتبار الدراسات العديدة التى دلت على أن الجبريلينات في الواقع تشجع تخليق إندول حمض الخليك - ولقد وجد أن مستويات الأوكسين تزداد في بادرات البسلة وعباد الشمس بعد معاملة بمحضر الجبريليك (38) - والأكثر أهمية هو أن حمض الجبريليك وجد أنه يسرع في تحويل التربوفان tryptophan إلى إندول حمض الخليك (39) .

ولقد وجد فالدوفينوس ومساعدوه Valdoivinos أن $^{14}\text{CO}_2$ المتحرر من الترتوفان (الموسوم) ^{14}C -1-tryptophan في التحضيرات المستقلة عن الخلية cell-free preparation الخاصة بالمنطقة الطرفية أو القمية لنبات الكوليس Coleus وعباد الشمس - يزداد إذا عوملت المنطقة القمية قبل ذلك بحمض الجبريليك - هذا ومن المعروف أن نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من الحمض الأميني الترتوفان هي الخطوة المبدئية لتحويله إلى إندول حمض الخليك .

ويبدو أن الجبريلينات والأوكسينات تعمل باستقلال عن بعضهم أو مع بعضهم - وهذا يعتمد على نوع النبات وظروف نموه ونوع الاستجابة تحت الدراسة - ويبدو أن تقرير ما إذا كان الجبريلينات والأوكسينات تعمل مع بعض أو تعمل باستقلال عن بعض ما زلنا أبعد ما نكون أن نصل فيه إلى رأى قاطع وما زلنا نحتاج إلى عمل الكثير من الأبحاث عن هذا المظهر من مظاهر تنظيم النمو النباتي .

الاستعمالات التجارية للجبريلينات Commercial Uses of Gibberellins

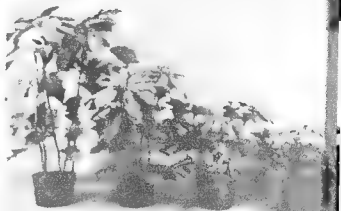
باستثناء مبيدات الحشائش فإن استغلال الهرمونات النباتية تجارياً ولم يكن واسع الانتشار في السنوات الماضية - ولكن الاهتمام بإنتاج وتخزين وتوزيع المواد الغذائية أدى بالعلماء أن يفكروا في إمكانية استغلال العديد من التأثيرات الفسيولوجية للجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى للأغراض التجارية والاقتصادية .

وحدثاً فإن حمض الجبريليك (GA_4 , GA_3) وأحياناً GA_7 يستخدموا لزيادة عدد حبات العنب في العنقود - وفي الواقع فإن معظم المزارعون يرشوا كروم العنب بالجبريلين لزيادة عدد الحبات وحجم العنقود - وكما هو متوقع فإن الجبريلينات تستخدم لزيادة كمية إنزيم ألفا - أميليز في حبوب الشعير المستتبة والتي تستخدم لإنتاج المولت في صناعة البيرة .

وتشمل الاستعمالات التجارية الأخرى تكوين البراعم الزهرية وعقد الثمار في التفاح والكمثرى - وكذلك لتحسين الحجم واللون والنوعية لثمار العديد من النباتات . وبسبب أن الجبريلينات لها نشاط مضاد للشيخوخة antisenescence activity مثل السيترينيئات - فإنه تبدو ذات قيمة في تلطيف فسيولوجيا ما بعد القطف للمحاصيل المختلفة ويدرس العلماء من هذه الناحية على وجه الخصوص ثمار الموالح . وأهم شيء جدير بالذكر هو استخدام الجبريلينات لنباتات قصب السكر Sugar Cane - حيث يشجع استطالة الساق دون نقص في تركيز السكر (كمية السكر في كتلة النسيج) .

ومن الاستعمالات المهمة أيضاً للهرمونات النباتية هي نشاطهم في حالة الخلل -
فمثلاً يوجد مستحضر اسمه برومالين promalin يتكون من مخلوط من السيتوكينين (٦ -
بنزيل أدينين) (6-benzyladenine) cytokinin و (GA₃) و (GA₇) ويكون هذا المخلوط
نشطاً جداً في زيادة حجم ثمار التفاح وعلى وجه الخصوص صنف red Delicious .

ويجب ألا ننسى النشاط المنظم للنمو الخاص بمشبطات الجبريلين فمثلاً السيكونسيل
cycocel [CCC] والمعروف بأنه مشبط للتخليق الحيوى للجبريلين (لاحظ شكل
١٩ - ١٣) يستعمل على نطاق واسع لإعاقة نمو الكريزانتيم chrysanthemums والبوانسيتا
Poinsettias (لاحظ شكل ١٩ - ١٤) وذلك في صناعة الزهور في الصوب الزجاجية -
ولا يستعمل السيكونسيل لهذه النباتات لتحسين نوعية جمالها عن طريق إعاقة نموها فقط -
ولكن تضيف للمرى استفلالاً أحسن وأكفاً للمساحات في الصوبة . وستلعب الجبريلينات
ومشبطاتها دوراً يزيد أهميته في تحسين نوعية الحياة من خلال عملها كمنظمات لنمو النبات .



شكل ١٩ - ١٤ : نباتات اليوانسيتا ^(١) Poinsettia - المعاملة بالسيكوسيل (CCC) أو SADH (B-9) - في الصورة التي على اليسار - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين كالآتي : (١) معاملة المقارنة (الكتترول) (رُش بالماء) (٢) رُش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعومل بعد ثلاثة أسابيع من النقل إلى الأخضر (التفريد) (٣) ميلل مرتان بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعومل بعد ثلاثة وستة أسابيع من النقل إلى الأخضر (التفريد) - وكانت النباتات عمرها ستة أشهر تقريباً - وارتفاع نباتات معاملة المقارنة (الكتترول) خمس أقدام . في الصورة اليمنى - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين (١) كتترول (رش بالماء) (٢) رش مرة واحدة بمركب SADH (B-9) (٣) رش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) (٤) رُش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعملت جميع المعاملات بعد أسبوعين من النقل إلى الأخضر (التفريد) - وانمت النباتات لمدة $3\frac{9}{4}$ شهر حتى تكون صالحة للتسويق .

(١) هذا النبات من جنس بنت القنصل وهو يتبع عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae ويتبع جنس Poinsettia أو قد يعرف اسم الجنس العلمي أيضاً Euphorbia .

أسئلة

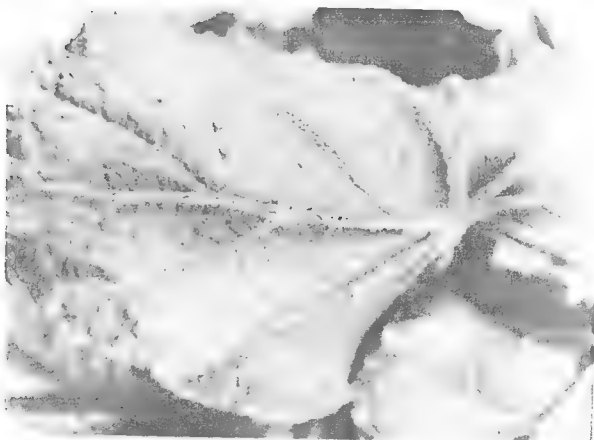
- ١٩ - ١ ما هو مرض bakanae (البادرات المجنونة) وما هي علاقته باكتشاف الجبهلين ؟
- ١٩ - ٢ من الوجهة الكيميائية تعتبر الجبهيلينات تريينات ثنائية diterpenes - وضح معنى هذا المصطلح - واذكر أسماء المنتجات الطبيعية الأخرى التي تتبع هذه المجموعة من المركبات ؟
- ١٩ - ٣ أذكر بعض الأسباب التي تعطل وجود العديد من الجبهيلينات في عالم النبات ؟ وهل كلها تلعب دوراً في نمو النبات أم أنها تكونت فقط كناتج ثانوية للتفاعلات الأخرى ؟
- ١٩ - ٤ ما هي علاقة كل من حمض الميفالونيك mevalonic acid و geranylgeraniol pyrophosphate و Copalyl pyrophosphate مع بعضها البعض ؟
- ١٩ - ٥ هل ينتقل الجبهلين بطريقة قطبية ؟ وضح ؟
- ١٩ - ٦ أذكر ستة من الاختبارات الحيوية المستخدمة لتقدير والكشف عن الجبهيلينات - مع ذكر الاستجابة الأساسية لكل اختبار حيوي - وهل ما زالت هذه الاختبارات الحيوية تستخدم ؟ ولماذا تستخدم أو لا تستخدم ؟
- ١٩ - ٧ أذكر استجابات النبات التي تتأثر بالجبهيلينات ؟
- ١٩ - ٨ هل ترجع كل حالات التقزم في النباتات إلى النقص في حمض الجبهليك ؟
- ١٩ - ٩ هل يطلق على حمض الجبهليك « هرمون الإزهار » بناءً على المعلومات المتاحة حالياً ؟
- ١٩ - ١٠ اشرح الأحداث التي تحدث خلال إنبات حبوب الشعير من وقت تحرر حمض الجبهليك من الجنين - مع بيان مكان عمل هذا الهرمون النباتي (المكونات الخلوية والنسيج) ؟
- ١٩ - ١١ أذكر الشبكات التي يبدو أنها توقف عمل الـ (GA₃) في حبوب الشعير ؟ ما هي الخلايا المستهدفة التي تعمل فيها هذه المبطات ؟
- ١٩ - ١٢ ما هي الحقائق الدالة على أن الجبهيلينات تتفاعل مع الأحماض النووية ؟
- ١٩ - ١٣ ما هي أوجه التشابه وأوجه الاختلافات بين الأوكسينات والجبهيلينات بالنسبة لاستجابات النباتات المختلفة ؟
- ١٩ - ١٤ أوصف بعض الاستعمالات التجارية للجبهيلينات ؟ هل يمكنك أن تقترح استعمالات أخرى يمكن استخدامها في المستقبل ؟
- ١٩ - ١٥ إن الجبهيلينات المستعملة خارجياً ربما لا تكون بدرجة نشاط الجبهيلينات الموجودة طبيعياً في النباتات المختبرة - ما هي بعض أسباب لهذه الاختلافات ؟

قراءات مقترحة

- Barendse, G.W.M. 1975. Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In H.N. Krishnamoorthy, ed., *Gibberellins and Plant Growth*. New Delhi: Wiley Eastern Limited.
- Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008-1016.
- Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol* 29:149-192.
- Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537-564.
- Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- MacMillan, J. 1977. Some aspects of gibberellin metabolism in higher plants. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Skoog, F. 1980. *Plant Growth Substances*. 1979. Proc. 10th Int. Conf. Plant Growth Substances New York: Springer-Verlag.
- Thimann, K.V. 1974. Fifty years of plant hormone research. *Plant Physiol.* 54:450-453.
- Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Wareing, P.F., and I.D.J. Philips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 2nd ed. New York: Pergamon Press.



السيوكينينات والإثيلين وحمض الأبسيسيك Cytokinins, Ethylene and Absciscic Acid



- ورقة نبات بيجونيا دكس (*Begonia rex*) تامة النمو زُست بالسيوكينين . لاحظ تكوين المجموع الخضري المنتشر على طول العروق . يمكن تكاثر المجموع الخضري مستقلا عن طريق زراعة الأنسجة (tissue culture)

Courtesy of Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University.



قد أكدنا حتى الآن على دور الهرمونات النباتية التي سبق أن تناولناها بصفة أساسية في الاستطالة الخلوية . وعلى الرغم من أن الأوكسينات والجبريلينات تؤثر على مجال واسع من الاستجابات النباتية والتي تتضمن زيادة عدد الخلايا ، إلا أن علماء النبات يعتقدون أن السيتوكينينات هي المشجعات الرئيسية للإنقسام الخلوى . وربما يكون من أكثر الاكتشافات إثارة في مجال البحث عن مركبات تسبب تشجيع وحث إنقسام الخلية هو بصفة خاصة اكتشاف الكينتين kinetin (أى ٦ - فيورفيريل - أمينو يورين 6-furfuryl amino purine) . والكينتين والكيمالوبات التي تمت بصلة له تسمى بصفة عامة بالسيتوكينينات Cytokinins ، وقد أضافت هذه المركبات معلومات جديدة عن التنظيم الهرمونى للشكل الخارجى للنبات Plant morphogenesis .

نبذة تاريخية

كان تكوين كالوس الجروح wound callus في أجزاء النبات التي تمزقت بوسيلة أو بأخرى (مثل التقليم pruning) من الظواهر المألوفة التي يمكن ملاحظتها . وفي خلال النصف الأخير من القرن التاسع عشر افترض العلماء أن الأنسجة التي أصابها التمزق أو التجريح تنتج مادة ما تنتشر إلى الخلايا السليمة المجاورة للرح وتنب فيها النشاط المرستيمى meristematic activity . في عام ١٩١٣ أوضح هابرلاندت (32) Haberlandt أن المواد المنتشرة من اللحاء (أى منتشرات اللحاء المفرزة phloem diffusates) تبه تكاثر الخلية cell proliferation في نسيج درنات البطاطس . كما أوضح هذا العالم أن مستخلص الخلايا التي تمزقت كان له المقدرة في إحداث النشاط المرستيمى عند إضافته إلى الخلايا السليمة .

أدت الأبحاث المتعاقبة خصوصاً أبحاث كل من ويهملت (124) Wehnelt وبونر وإنجلش (8) Bonner and English إلى عزل مركب نشط جداً في استحثاث النشاط المرستيمى في قرون الفاصوليا الخضراء السليمة ، وقد أطلق على هذا المركب الهرمونى « حمض التريوماتيك traumatic acid » وهو يتكون من سلسلة مستقيمة ثنائية الكربوكسيل ، وتركيبه كالاتى :



ولم يكن تأثير حمض التريوماتيك في استحثاث الخلايا للإنقسام عاماً ، ففي الحقيقة لم تستجيب أغلب الأنسجة النباتية لهذا الحمض ، مما أدى إلى اقتراح أنه هرمون خاص بمجروح أنسجة قرون الفاصوليا (8) .

أول من أثبت وجود مركبات أخرى غير معروفة وموجودة بصورة طبيعية وتشجع الإنقسام الخلوى هو العالم فان أفريك وزملائه (119) van Overbeek and his colleagues أثناء دراستهم لأجنة نبات الداتورة (*Datura*) الحديثة العمر والنامية في يقة مزرعة الأنسجة (*tissue culture*). وقد أثبت فان أفريك أن هناك مواد موجودة في لبن جوز الهند Coconut milk الطازج والغير معقم في الأوتوكلاف لها المقدرة على تنبيه إنقسام وتكشف تميز الخلية *cell division and differentiation* في جنين نبات الداتورة (*Datura stramonium*) الحديث العمر جداً وهذه الأجنة لا تمثل ولا تبني عوامل النمو هذه . وبعد ذلك بسنوات قليلة أوضح كابن وستيوارد (15) Caplin & Steward أن مخلوط مكون من هذه العوامل الموجودة في سائل أندوسيرم جوز الهند وال IAA كان له المقدرة على استحثاث الخلايا البالغة في الانقسام والنمو السريع في مزارع الأنسجة .

في عام ١٩٤٤ م أعلن فان أفريك (120) van Overbeek أن المستخلصات غير المنقاه (أى الخام *unpurified extracts*) لبويضات الداتورة والخميرة (*yeast*) وأجنة القمح (*wheat germs*) وكسب اللوز (أى دقيق اللوز *almond meal*) تشجع نمو جنين الداتورة النامي في مزارع الأنسجة . ولأن المادة أو المواد المسئولة عن هذه الظاهرة يبدو أنها منتشرة الوجود ، لذلك فحص العلماء مصادر نباتية أخرى لاكتشاف وجود المواد المشجعة للنمو الطبيعية الداخلية التكوين *endogenous growth - promoting substances* . أكتشف مك لان ومورنيك (60) McLane & Murneek إحدى هذه المواد في حبوب الذرة النامية في طورها اللبني وأطلقا عليها اصطلاح سينجامين *syngamin* وهذه التسمية نشأت بسبب وجود هذه المادة بكميات كبيرة في حبوب الذرة النامية بعد حدوث الإخصاب (*fertilization*) والذي يطلق عليها علمياً «*Syngamy*» (أى اتحاد الجاميطات المذكرة والمؤنثة) . ومن أوجه عديدة فإن السينجامين يبدو أنه مشابه للزيتين (*Zeatin*) من الناحية الكيميائية والبيولوجية والذي عزل فيما بعد وحُدِثت خواصه من حبوب الذرة ذات طور النضج اللبني ، إلا أن السينجامين *syngamin* لم ينقى ولم تعرف هويته (أى تركيبه الكيميائى) . وعلى أى حال فبعد ذلك بمدة طويلة أوضح كل من نيتين وبوشيسن (86, 87) Netien & Beauchesne أن مستخلصات الطور اللبني لحبوب الذرة تشجع إنقسام الخلية بسبب وجود العديد من العوامل النشطة والمتميزة عن الأوكسينات (خلافاً للأوكسينات) .

وكما ذكرنا سابقاً أن هيرلانديت Heberlandt أثبت في أوائل أعوام ١٩٠٠ م أن المواد المنتشرة من اللحاء (منتشرات اللحاء) تنبه وتحث تكاثر الخلايا في نسيج درنات

البطاطس : وفي أوائل الخمسينات من القرن العشرين لاحظ كل من جابلونسكي وسكوج (42) Jablonski & Skoog أن خلايا النسيج الوعائي تحتوي على مواد تنبه وتحت انقسام خلايا نباتات الدخان [(Nicotiana tabacum) c.v. Wisconsin No.38] . وامتداداً لهذا العمل درس كارلوس أ. ميلر Carlos O. Miller ، في أبحاثه التي أجريت في ويسكونسن كدارس لما بعد الدكتوراه post doctoral student ، العديد من المصادر الطبيعية للمواد التي تشجع انقسام الخلية ، ولاكتشاف نشاط هذه المواد ابتكر فريق العمل في جامعة ويسكونسن اختباراً حيوياً حساساً وخاصةً بالعوامل التي تسبب تنشيط انقسام الخلايا وهو استخدام قطع من سيقان نخاع "الدخان tobacco stem pith segments" . وقد لاحظوا في البداية أن خليط مستخلص الخميرة مع أندول حمض الخليك أظهر نشاطاً مثله في ذلك مثل لبن جوز الهند في تنشيط انقسام الخلايا المستمر في قطع نخاع ساق الدخان المنزرعة في مزارع الأنسجة . وبما أن مستخلص الخميرة يكون ميسوراً ويمكن الحصول عليه بكميات كبيرة ، لذلك فقد استخدم كمصدر لمثل هذه المواد النشطة . وأوضح ميلر Miller وزملاؤه فيما بعد أن المادة النشطة من المحتمل أن تكون بيورين purine . أوضح سكوج Skoog ومجموعته من قبل أن الأدينين (adenine) وهو من البيورينات purines يظهر تشجيعاً قليلاً للنشاط الانقسامى للخلايا في حالة اختباره بطريقة الاختبار الحيوى لنخاع ساق الدخان . بعد ذلك أكتشفت مصادر غنية للبيورينات ، وعلى وجه الخصوص « DNA الحيوانات المنوية للرنجة » « herring sperm DNA » والتي خزنت لفترة من الوقت تحت الظروف العادية حيث وجد أنها تحتوي على منشط نشط جداً في استحثاث انقسام الخلايا عند تقييمه بالاختبار الحيوى لنخاع ساق الدخان .

وعلى الرغم من أن الـ DNA الطازج [fresh (nonaged) DNA] لم يكن له نشاط في هذا الشأن إلا أن الـ DNA الممتنع (أى المخزن) أو المعقم في الأوتوكلاف (١) autoclaved ينتج مواد نشطة في استحثاث انقسام الخلايا . وكان من نتيجة هذه الأبحاث أن تمكن ميلر Miller وزملاؤه (76, 77) من عزل وتنقية مركب بيورينى على صورة بللورية من « DNA الحيوانات المنوية للرنجة » (٢) ، وتوصلوا إلى تركيبة الكيمياء

(١) بالطبع خلايا نخاع ساق الدخان خلايا بالغة أى غير مرستمية واستحاثها على الانقسام لا يتألى إلا باستخدام مثل هذه المركبات .

(٢) المقصود من هذه المعاملات أن التخزين (التحق) أو المعاملة بالحرارة العالية تحت ضغط قد تسبب هكك جزئى لـ DNA فتتج مثل هذه المواد النشطة في استحثاث انقسام الخلايا البالغة

ووجدوه ٦٥ - فيرفوريل أمينو يورين « 6-furfuryl amino purine » ، وأطلقوا عليه اسم كينتين Kinetin لأنه يسبب تشجيع انقسام الخلايا Cytokinesis في مزارع أنسجة خلايا الدخان . ومن المدهش حقاً والمتناقض أيضاً أن المواد ذات التأثير المهام فهو النبات مثل أندول حمض الخليك والكيتين قد عُزلت في البداية من مصادر غير نباتية .

لقد تمكن هال ودى روب (Hall & de Ropp 34) من تصنيع الكيتين ، فقد وجدوا أن وضع مخلوط من فيرفوريل الكحول furfuryl alcohol والأدينين adenine في الأوتوكلاف autoclave وتحت هذه الظروف ينتج الكيتين صناعياً . وعلى ضوء هذه الحقيقة والمعلومات الدالة على أن مركب الكيتين هو ناتج هدمي أو تحلل لمركب دى أوكس أدنوزين deoxyadenosine لجزء الـ DNA المخزن (أى المتقى) أو الموضوع في الأوتوكلاف ، لذلك فإن الكيتين يبدو أنه ناتج من صنع (artifact) عملية العزل نفسها .

ونتيجة لاكتشاف الكيتين ابتداءً عصر جديد في أبحاث منبهات انقسام الخلايا في النبات . وحتى الآن لم يُكتشف مركب الكيتين في النباتات على الرغم من احتمال وجوده بصورة طبيعية في النبات كناتج انحلال كجزء من تحولات الـ DNA في النبات .

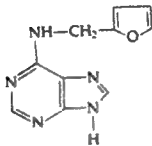
عندما اكتشف الكيتين في البداية ، إقترح العلماء اصطلاح الكينين Kinin كاسم عام للمواد المشابهة للكيتين Kinetin-like substances ، إلا أن اصطلاح الكينين كان مستعملاً للدلالة على بعض عديدات الببتيد (polypeptide) المعينة والمعزولة من الحيوانات والتي لها خصائص في تنبيه تقلص أو انقباض الأوعية الدموية والعضلات الملساء ، لذلك فقد اختار سكوج Skoog وآخرون (107) اصطلاح « سيتوكينينات » «Cytokinins» وذلك للتمييز بين الهرمونات النباتية عن « الكينينات الحيوانية » «animal kinins» ، وقد لاقى اصطلاح سيتوكينين قبولاً واسع النطاق للدلالة عن المركبات التي تظهر خواص منظمة ل نمو النبات بطريقة مشابهة للكيتين kinetin-like plant growth-regulating properties .

أدى اكتشاف الكيتين إلى تشجيع التخليق الصناعى لمئات من المركبات المشابهة له ، وتشجيع الدراسات الخاصة بتأثيره على الاستجابات الحيوية المختلفة ، وكذلك تشجيع

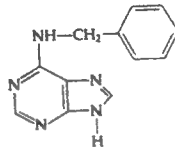
(١) مثل هذه الأنسجة والخلايا لها نشاط انقسامى عالى وبالتالى تعبر من المصادر الجيدة للمواد المشجعة على الانقسام الخلوى .

الأبحاث الخاصة السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . وعلى الرغم من أن ميلر Miller وسكوغ Skoog وآخرين قد خلقوا واختبروا عدة مئات من المواد المشابهة أو المناظرة للكيتينين وذلك باستخدام العديد من الاختبارات الحيوية ، إلا أن مركبي الكيتينين kinetin و ٦ - بنزيل أدينين 6-benzyl adenine هما أكثر المواد شيوعاً واستعمالاً في الدراسات التي تختص بالتأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينينات . ويوضح شكل (٢٠ - ١) تركيبات الكيتينين والعديد من المواد المشابهة والمناظرة له ، وكلها نشطة في تنبيه وتشجيع انقسام الخلايا .

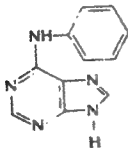
ولقد اتضح من فحص أكثر من مائة مركب نشط من استبدالات N^6 (N⁶ - substituted) الكيميائية لمشتقات الأدينين (adenin derivatives) المخلقة صناعياً إلا أن جميع الملاحظات تؤيد فكرة أن مشتقات الأدينين تشكل الجزء الأعظم من السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . ويجب ألا يغيب عن ذهننا أن المركبات الأخرى مثل فينيل يوريا phenyl urea والأوكسينات auxins والجبريلينات gibberellins تشجع انقسام الخلايا تحت ظروف معينة .



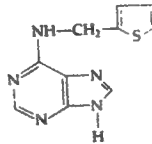
kinetin (6-furfurylamino purine)



6-benzylaminopurine



6-phenylaminopurine



6-(2-thienylamino) purine

شكل ٢٠ - ١ : الصيغ التركيبية الكيميائية للكيتينين وثلاث من المركبات المناظرة له . هذه المركبات الأربع نشطة في تشجيع الانقسام الخلوي .

اكتشاف وعزل الزيتين ومشتقاته

Detection and Isolation of Zeatin and its Derivatives

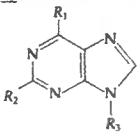
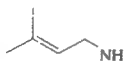
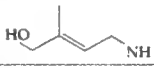
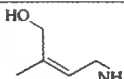
اعتبر الباحثون الأوائل أن حبوب الذرة (corn (Zea mays) في طور نضجها اللبني مشابهة نوعاً للأندوسيرم اللبني لجوز الهند . وكما ذكرنا من قبل أن ملك كلان وميرنيك McClane & Murneek قد اكتشفا في عام ١٩٥٢ م السيجامين ، وهو عامل نمو مرتبط بإثائية جنين الذرة ، وبعد خمس سنوات من نشر الأبحاث الخاصة باكتشاف الكيتين ، نشر ميلر أمخاتاً عن عزل يورين له خواص السيوكيتين من حبوب ذرة في طور نضجها اللبني . وحدد ميلر Miller في عام ١٩٦١ م خواص هذه المادة ، وتركيبها الكيميائي وهو (٦ - سبستيتويد أمينو يورين (6- substituted amino purine) (أى إحدى استبداليات - أمينو يورين) - وتتكون من خمس - استبداليات - كربونية وتحتوى على مجموعة هيدروكسيل ، ومجموعة ميثيل ، ورابطة زوجية . ولقد تأخر نشر هذه المعلومات حتى عام ١٩٦٤ م (78) . وفي نفس الوقت حصل ليثام Letham على بلورات مركباً أسماه « زيتين » Zeatin ، وله نفس مكونات مادة ميلر Miller's substance . وبعد الحصول على خصائص « الطيف الكتلي » "mass spectral" لمركب الزيتين ظهر أنه [٦ - (٤ - هيدروكسي - ٣ - ميثيل - ترانس - ٢ - ببتيل أمينو) يورين] [6-(4- hydroxy -3- methyl- trans-2- butenyl amino) purine] بواسطة ليثام Letham (50,53) . حضر هذا الزيتين كل من شو وويلسون (104) Show & Wilson وأثبتنا أن مركب الزيتين يوجد بصورة طبيعية وليس ناتج صناعي ينتج أثناء عملية العزل نفسها . ولقد نشرنا ليثام وميلر عام ١٩٦٥ م (55) Letham & Miller أن المركب الذي عملا عليه باستقلال عن بعضهما كان في الحقيقة هو الزيتين Zeatin ، ويوضح جدول (٢٠ - ١) تركيب الزيتين وبعض السيوكينينات الموجودة طبيعياً .

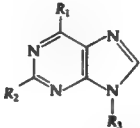
أظهرت الدراسات التي أجراها ميلر وويثام (78) Miller & Witham عن توزيع الزيتين في نباتات الذرة أنه موجود في الجنور والسيقان والأوراق إلا أن الكمية العظمى من الزيتين توجد في الحبوب أثناء طور نضجها اللبني ، وتشابه الخواص الحيوية للزيتين مع تلك التي للكيتين ولكن في بعض الحالات يكون الزيتين أكثر منه نشاطاً (127)

(١) من الواضح أن هذا الاسم مشتق من الاسم العلمي لجنس الفرة ألا وهو Zea

جدول ٢٠ - ١ : الأسماء الكيميائية والاختصارات والتركيب ومصادر ثمانية عشر من السوربيتينات الموجودة طبيعياً .

Source: From F. Slaog, personal communication.

المادة	التركيب	المصدر
الاسم الكيميائي والاختصار		حيوانات نباتات وال فطر بكتيريا
Chemical Name and Abbreviation	R_1 R_2 R_3	Bacteria Fungi Higher Plants Animals
(6-methyl-2-butenylamino) purine; i ⁶ Ade		+ + + ?
nethyl-2-butenylamino)-9-β-D-ri- anosylpurine; i ⁶ A	"	H rib ^a + + + +
nethyl-2-butenylamino)-2-methyl- urine; ms ² i ⁶ Ade	"	H ₃ CS H ? ? ?
nethyl-2-butenylamino)-2-methyl- 1-β-D-ribofuranosylpurine; msi ⁶ A	"	H ₃ CS rib + + +
ydroxy-3-methyl-trans-2-butenyl- l) purine; zeatin (i ⁰ Ade)		H H + + +
ydroxy-3-methyl-trans-2-butenyl- l)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ri- zeatin (i ⁰ A)	"	H rib + + +
ydroxy-3-methyl-trans-2-butenyl- l)-2-methylthiopurine; mszeatin i ⁰ Ade)	"	H ₃ CS H ? ? ?
ydroxy-3-methyl-trans-2-butenyl- l)-2-methylthio-9-β-D-ribofuran- osylpurine; msribozylzeatin (i-ms ² i ⁰ A)	"	H ₃ CS rib + + +
ydroxy-3-methyl-cis-2-butenyl- purine; cis- zeatin (c-i ⁰ Ade)		H H + ? ?
ydroxy-3-methyl-cis-2-butenyl- l)-2-β-D-ribofuranosylpurine; ri- zeatin	"	H rib +? +? +?

المصدر	المركب				الاسم الكيميائي والاختصار	
نباتات واثق Higher Plants	فطر Fungi	بكتيريا Bac- teria	R ₃	R ₂	R ₁	Chemical Name and Abbreviation
<div></div>						
+	+	+	rib	H ₃ CS	*	6-(4-hydroxy-3-methyl-cis-2-butenyl-amino)-2-methylthio-9-β-D-ribofuranosylpurine; msribosyl-cis-zeatin (cms ² io ⁶ A)
+	+	+	H	H		6-(3-methylbutylamino) purine; hi ⁶ Ade
+	+	+	H	H		6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino) purine, dihydrozeatin (hio ⁶ Ade)
+	+	+	rib	H	*	6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ribosyldihydrozeatin (hio ⁶ A)
+	+	+	H	H		6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino) purine; 30HiP [†]
+	+	+	rib	H	*	6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino-9-β-D-ribofuranosylpurine; 30HiPA [†]
+	+	+	H	H		6-furfurylamino purine; kinetin
+	+	+	H	H		6-(2-hydroxybenzylamino) purine
* rib = ribosyl † Not generally accepted as naturally occurring.						

* rib = ribosyl

† Not generally accepted as naturally occurring.

وجود السيتوكينينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها

Other Naturally Occurring Cytokins and Their Distribution

في البداية عُرفت هوية الزيتين « كقاعدة حرة » "free base" ولكن لم تُكشف هوية مشتقاته المختلفة . وفي عام ١٩٦٥ م أمدا ميلر (73) Miller على وجود « زيتين ريونيكليوسيد Zeatin ribonucleoside » و « زيتين ريونيكليوتيد Zeatin ribonucleotide » في حبوب الذرة . وبعد ذلك عَصَّدَ ليذا م (51,52,53) Letham هذه النتائج . ومن عام ١٩٧٢ عُزلت السيتوكينينات من مصادر عديدة وبعضها سيتوكينينات طبيعية عادية وبعضها صناعي التركيب كما هو واضح من جدول (٢٠ - ١) . وجميع السيتوكينينات الموجودة طبيعياً حتى الآن هي مشتقات للأيزوبنتيل أدينين isopentenyl adenine . على سبيل المثال عزل الباحثون الزيتين من راسح مزرعة الريزوبوجن (74) (Rhizopogon roseolus) ومن بذور القرع العسلي pumkin seed (31) وثمار الفاصوليا (48) (Phaseolus vulgaris) . كما عزل العلماء أيضاً الريوكسيل زيتين riboxyl zeatin من مترشحات مزرعة الريزوبوجن (Rhizopogon) (74) ، ومستخلصات جنور الشيكوريا الهندباء Chickory (10) ، ومن أنسجة كالوس سلالات متنوعة من فول الصويا (79) ، ومن سَحْج أنسجة الورم التاجي لنبات الونكا (Vinca rosea) Crown gall tumor tissue of (48) . ومن ثمار الفاصوليا (48) .

ولقد نُقِيتْ صورة سس (cis form) للريبوسيد riboside من مستخلصات الـ RNA الناقل (tRNA) الخاص بالذرة والبسلة والسباغ (33) . كما عزل ميثيل ثيو - زيتين ريبوسيد methylthio-zeatin riboside من tRNA الخاص بجنين القمح wheat germs (14,36) . والتقارير الوحيدة والمحددة بوضوح عن وجود مركب الزيتين ريونيكليوتيد Zeatin ribonucleotide هي تقارير ليذا م (51,52) Letham ، حيث تم عزل هذا المركب من الذرة ، كما أعلن ميورا وميلر (79) Muira & Miller عن اكتشاف نشاط ممثل ونموذجي لهذا المركب في نسيج كالوس سلالات مختلفة من فول الصويا .

وفي عام ١٩٦٦ م أكتشف ماتسوبارا وكوشيميزو Matsubara and Koshimizu وجود نشاط سيتوكيني في بذور نبات الترمس الأصفر ^(١) (Lupinus luteus) (64) ، وحدد التركيب الكيميائي لهذا السيتوكينين على أنه ٦ - (٤ - هيدروكسي - ٣ - ميثيل - يوتيل - أمينو) يورين (6-hydroxy-3-methylbutylamino) (4) .

(١) هذا النوع من الترمس يصير من أقدم محاصيل علف الحيوان - كما يصلح كغذاء زيتية ويذرع أيضا في الأراضي حديثة الإصلاح لأنه يحسن من خصوبة التربة - ولا تعرف الزراعة المصرية هذا النوع من الترمس .

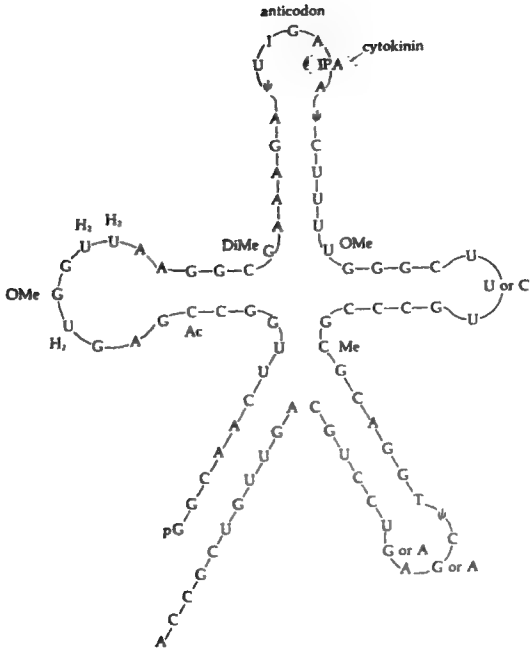
purine وقد أعطى هذا المركب اسماً دارجاً وهو داي هيدروزياتين (47) dihydrozeatin . بعد ذلك عزل كل من كراسنك وويثام وتيجلي (48) Krasnuk, Witham & Tegley داي هيدروزياتين ومركبه التيكليوسيدي من ثمار الفاصوليا . ويختلف الداي هيدروزياتين عن الزياتين في أن مجموعة الألكيل alkyl group الخاصة بالمركب الأول تكون غير مشبعة على عكس الزياتين لا تحتوي على رابطة زوجية بين ذرتي الكربون الثانية والثالثة .

وهناك نوع آخر من السيوكينين ذكر وعُرف في المراجع المبكرة على أنه مركب 2 ip أو ٦ - ٧٧ داي ميثيل أليل أمينو بيورين X (6- yv dimethylallylamino purine) ويعرف هذا المركب الآن بصفة عامة على أنه أيزوبنتينيل أدينين isopentenyl adenine ويكتب مختصراً (i⁶ Ade) . ويختلف عن الزياتين Zeatin في أنه توجد على ذرة الكربون الثالثة مجموعة ميثيل methyl group بدلاً من مجموعة أيلروكسيل الموجود في الزياتين .

وتوجد حالة مهمة على وجه الخصوص بالنسبة لانتشار السيوكينين كقاعدة غريبة odd base في بعض جزيئات معينة من حمض الريبونيكليك الناقل (t-RNA) . وفي الحقيقة فإن اكتشاف (i⁶ Ade) كان بسبب دراسات تسلسل القواعد base sequence الخاصة بـ حمض الريبونيكليك (RNA) التي أجراها زاخو ودتنج وفيلدمان (132) Zachau و Dutting & Feldmann عندما لاحظوا وجود قاعدة غريبة ملاصقة أو مجاورة للشفرة المضادة (anticodon) الخاصة بـ (tRNA) الخاص بالحمض الأميني السيرين في الخميرة . هذا بالإضافة إلى أن (i⁶ Ade) قد تحقق من وجوده في tRNA الخاص بالخميرة yeast وبكتريا القولون (Escherichia coli) والكبد (3,6,101,118) liver ، وفي بكتريا الكربونكتريوم (Corynebacterium fascians) (63) وفي مترشحات بكتريا الكربونكتريوم (Corynebacterium) (38) .

وأصبح من المؤكد الآن نتيجة لمثل هذه الدراسات وجود السيوكينينات كقواعد غريبة للشفرة المضادة anticodon لجميع أنواع tRNA والتي ترتبط بالشفرة codons الخاصة بـ mRNA (RNA الرسول) الذي يكون فيه أول حرف في الشفرة (قاعدة) هو U (لاحظ شكل ٢٠ - ٢) . ونحن لا نعرف أهمية الموضع الدقيق لسيوكينينات معينة في جزيئات tRNA محدد .

أحد هذه الاحتمالات هو وجود السيوكينين في المكان أو الموضع المعين القريب من الشفرة المضادة anticodon لكي يحافظ على ثبات تركيب tRNA وربما يزيد من قوة ربط الحامض الأميني به أثناء عملية الانتقال translocation process (24,27) ، وهكذا فإنه يبدو أن السيوكينينات تشترك في تنظيم تمثيل البروتين خلال عملية الانتقال . عزل



شكل ٢٠ - ٢ : تركيب الحمض النووي tRNA الخاص بالسيرين (serine tRNA) يوضح موضع N^6 دلتا - ٢ - أيزوبنتيل أدينوزين (IPA) N^6 - delta - 2 isopentenyl- adenosine | الجاور للشفرة الخاصة -

from A.W. Galston and P.J. Davies. Control Mechanisms in Plant Development. © 1970. Reprinted by permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

الباحثون ريبونيكليوسيد الـ (i^5Ade) (والذى كان يعرف قديماً بـ " $2i^5PA$ ") إلا أنه الآن يعرف بـ " i^5A ") من مُتحللات tRNA الخميرة والبسلة والسيباخ وأجنة القمح وكذلك من مُستخلصات tRNA الإنسان والدجاج وكبد العجول (أنظر إلى مراجع 35,37,105). ويوجد مُشتق آخر من مُشتقات (i^5A) هو i^5A - ٢ - ميثيل - ثيو - أيزو - بنتيل أدنين "2-methyl thioisopentenyl adenine" (واختصاره Si^5A). وقد تُقَى هذا المشتق من tRNA أجنة القمح وكذلك من أجزاء tRNA بكتريا القولون (*Escherichia coli*) (إرجع إلى مرجع 80). ولم يكتشف العلماء حتى الآن الصورة النيوكليوتيدية nucleotide form لهذه المركبات الأخيرة.

السيوكينينات المرتبطة Conjugated Cytokinins

لا يوجد دليل مباشر على ارتباط السيوكينينات كقواعد حرة مع الأحماض الأمينية (كما هو الحال في الأوكسينات) أو مع الببتيدات أو البروتينات، ولكن يعتقد العلماء بوجود مستقبلات خلوية خاصة للسيوكينين Specific cellular receptors تكون موجودة على الأرجح في أغشية العضيات أو في السيوبلازم حيث تقوم بوظيفة الحوامل للهرمونات النباتية phytohormonal carriers، وعلى أى حال فإن هذه التفاعلات المحتملة لا تُعرف كمعقدات لتخزين السيوكينين.

وتوجد آلية (ميكانيكية) محتملة ومهمة في تخزين أو استبعاد نشاط السيوكينينات، ألا وهى عملية «الجلوكسلة» glucosylation أو تكوين مشتقات كربوهيدراتية أخرى. فلقد وجد مثلاً أن الجلوكوز يرتبط مع ذرة الكربون رقم ٧ (ذرة النتروجين) للزيتين مكوناً جلو كوسيل زيتين وسمى رافاناتين raphanatin، حيث وجد ليذام Letham ومساعدوه (54) هذه المادة في البداية بوفرة كبيرة في الفجل (*Raphanus sativus*).

يوجد جليكو كوسيد آخر هو i^5A - ٩ - جلو كوسيل زيتين "9-glucosyl zeatin" وفيه يتصل الجلوكوز بموضع ذرة الكربون التاسعة، وهذه الذرة تشغل بسكر الريبوز ribose في مركبات زيتين ريبوسيد zeatin riboside أو زيتين نيوكليوتيد zeatin nucleotide (الشطر الريبوزى ribosyl moiety). وفي حالات أخرى تتكون الجليكو كوسيدات الأقل شيوعاً وذلك بإضافة الجلوكوز إلى مجموعة الألدروكسيل على السلسلة الجانبية «لبدل N^6 "N-6-substituted side chain".

(١) عملية الجلوكسلة أى عملية ارتباط الجلوكوز بالمركب.

وإذا اخترنا مركبات الجليكوسيدات والريوسيدات للسيتوكينين بنظام اختبارى حيوى مناسب ، فإن كل هذه المركبات قد تظهر بعض النشاط الحيوى مع اختلاف فى الفعالية لكل مركب ، ونحن لا نعرف هل المعقد نشط فى حد ذاته ؟ أم أن هذه المركبات كصورة تخزينية وأثناء العمليات الأيضية تنتج القواعد الحرة النشطة حيويًا (السيتوكينينات) . ونفس الوضع يكون صحيحاً بالنسبة لمشتقات الميثيل ثيو methyl thio derivatives $(-CH_3S^-)$ على ذرة الكربون الثانية لحلقة اليورين . وفى هذا الصدد تلزم دراسات أعمق وذلك باستخدام المركبات ذات النشاط الإشعاعى الموسومة لتوضيح دور مركبات السيتوكينين المرتبطة فى تنظيم نمو النبات والتحكم فيه .

توزيع السيتوكينينات فى النبات Distribution of Cytokinins in the Plant

نحن لا نعرف الكثير من التفاصيل عن التمثيل الحيوى للسيتوكينينات فى داخل الكائن الحى in vivo ، ولكننا نعرف أن السيتوكينينات تنتج فى المناطق المرستمية وفى المناطق ذات جهد النمو المستمر ، وخلال فترة النمو الخضرى من دورة الحياة ، تمثل السيتوكينينات فى الجنور خاصة خلال مرحلة البادرة (78، 127) ، ثم تنتقل إلى الأجزاء العلوية من النبات . وعادة يمكن إدراك وجود السيتوكينينات فى عصارة الخشب الناضع من الأسطح المقطوعة أو فى مستخلصات السوق والجنور ، وتنتقل السيتوكينينات على الأرجح خلال الخشب . ومن الدراسات المبكرة التى اختصت بعزل وتوزيع السيتوكينينات (78) ، نستطيع أن نستنتج أن السيتوكينينات يبدو أنها تكون موجودة بوفرة فى الجنور والأوراق الحديثة العمر والثمار النامية . وعلى ضوء ذلك فقد اقترح العلماء أن هذه الأماكن من النبات تعتبر بصفة أساسية مصبات مُجمعة (بالوعات sinks) ويرجع ذلك إلى التركيزات العالية نسبياً من السيتوكينينات والهرمونات النباتية الأخرى فى هذه الأماكن بالمقارنة بأجزاء النبات الأخرى ، وسوف نناقش فيما بعد أن السيتوكينينات على الأرجح تكون مهمة جداً فى تأسيس هذه « بالوعات » فى الأماكن ذات النشاط الأيضى العالى ، ونحن لا نعرف بالضبط الآن ما إذا كانت السيتوكينينات تنتقل إلى أماكن « بالوعات » هذه أم أنها تبنى فى أماكن هذه « بالوعات » نفسها .

التمثيل الحيوى Biosynthesis

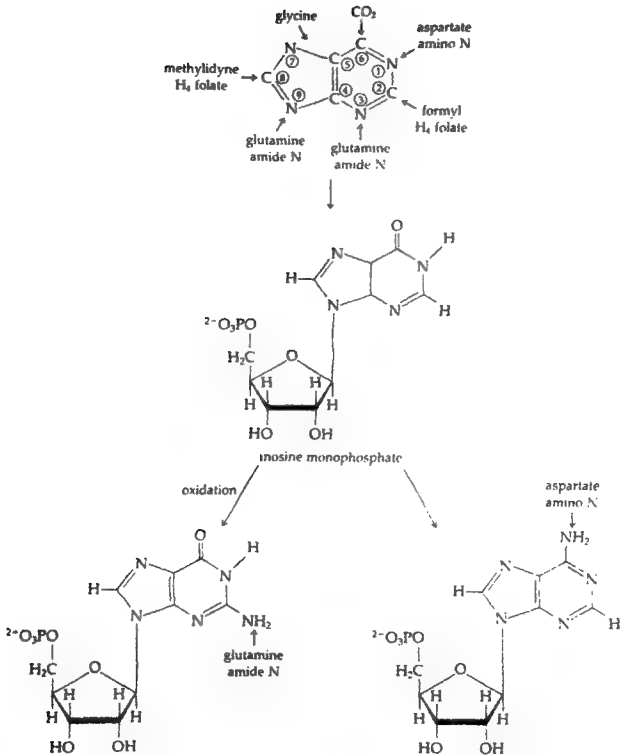
ترجع أغلب معلوماتنا المحددة الواضحة عن تمثيل السيتوكينين إلى المعلومات الخاصة بتكوين الأدينين adenine ويشق هيكل الحلقة الخاصة بالأدينين (أنظر شكل ٢٠ - ٣)

من جزيئات عديدة صغيرة، ويأتي النتروجين الذي على ذرة الكربون الأولى من النتروجين الأميني (amino- N) الخاص بالأسبرتيت Aspartate وتأتي ذرة الكربون الثانية من فورميل يديء - فولات H_4 folate ، ويأتي النتروجين الذي على ذرة الكربون الثالثة من نتروجين أميد الجلوتامين glutamin amide N ، أما ذرات الكربون الرابعة والخامسة والنتروجين الذي على ذرة الكربون السابعة فيتكونون من جزيء الجليسين glycine بالكامل . أما ذرة الكربون السادسة فتشتق من CO_2 ، وتأتي ذرة الكربون الثامنة من ميثيل إدين يديء -فولات methylidyne H_4 folate ، أما ذرة النتروجين على ذرة الكربون التاسعة فتأتي من نتروجين أميد الجلوتامين glutamine amide N . وتشتق مجموعة الأمين amino group التي على ذرة الكربون السادسة من نتروجين الحمض الأميني الأسبرتيت amino N aspartate .

في الكائنات الحية in vivo يحدث بناء حلقة البيورين على فسفات سكر الريبوز ribose phosphate . وتُحدِثنا كتب الكيمياء الحيوية بتفاصيل هذا التجمع بين البيورين وفسفات الريبوز . وفي ضوء تسلسل البناء الحيوي الذي ينتهي بتكوين أدينوزين أحادي الفسفات كناتج نهائي ، فإنه من المرجح أن قاعدة الأدينين الحرة أو حتى الأدينين سيتوكينين المستبدل يشقان من مركب أدينوزين أحادي الفسفات أو ريبوسيد riboside سداسي الاستبدال . وتركيب حلقة السيتوكينين في tRNA تتكون على الأرجح حسب سلسلة التفاعلات الموضحة في (شكل ٢٠ - ٣) ينبعها إضافة بالمركب الاستبدالي ذي خمس ذرات كربون من مركب أيزو - بنتينيل يروفسفات isopentenyl pyrophosphate . والسيتوكينينات (الزيتين Zeatin وداي هيدروزيتين dihydrozeatin) فإنها على الأرجح تنشأ من محور السلسلة الجانبية side chain ، كذلك فإن مجاميع الميثيل والكبريتات methyl & sulfur groups والموجودة في ميثيل - ثيو - سيتوكينينات methylthiocytokinins يبدو أنها تضاف إما إلى جزيئات السيتوكينينات الموجودة في tRNA أو تضاف إلى مركب أدينوزين أحادي الفسفات أو أدينوزين الريبوسيد (riboside) وهناك افتراضات أيضا حول ما إذا كانت السيتوكينينات تتحرر من الأحماض النووية أم تمثل مستقلة عنها .

اختبارات الحيوية للسيوكينينات Cytokinin Bioassays

بالرغم من أن المجرين (experimenters) الأوائل قد استخدموا عديد من نظم



شكل ٢٠ - ٣ : مصادر ذرات اليورين . تتجمع وتلتحم الحلقات على بقايا الريبوز - • فسفات

5-phosphoribosylpyrophosphate - فسفوريبوزيل يوروفسفات • - فسفوريبوزيل يوروفسفات 5-phosphoribosylpyrophosphate الذي لا يرى في الشكل .

الاختبارات الحيوية للكشف عن السيوكينينات (أنظر جدول ٢٠ - ٢) ، إلا أن أعظم هذه النظم حساسية وتخصصاً هي الاختبارات الحيوية الخاصة بمزارع أنسجة الكالوس النباتية plant callus tissue cultures . ولقد ذكرنا سابقاً الأهمية التاريخية لاختبار نخاع ساق الدخان . أما مزارع كالوس فلقات فول الصويا المفصولة التي كشف عنها ميلر Miller قد استخدمت منذ أوائل الستينات من هذا القرن (71, 72) . كذلك كشف ليذام Letham عن اختبار تضخم enlargement فلقة الفجل المفصولة excised radish cotyledon والتي استعملت كالمطرق الحيوية الأخرى لدراسة فعل وعمل السيوكينين .

Source: From D.S. Letham 1967 Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. Ann. Rev. Plant Physiol 18:349. © 1967 by Annual Review Inc.

جدول ٢٠ - ٢ : الاختبارات الحيوية للسيوكينينات

نوع الأخرى خلاف الكينين المنطقة في هذا الاختبار	الاستجابة للمطردة	الحلقة بين المراكز أقل تركيز يمكن	الكتف حد من الكينين ٣ الوقت اللازم للاختبار	الرجح	الاختبار الحيوي
adenine	10-1,000	10	0.8	58	Radish leaf disk
gibberellins, cobalt ions	unknown	200	2	88, 92	Etiolated bean leaf disk
adenosine, cobaltous ions	60-600	60	2	43	<i>Lemna minor</i> (growth in darkness)
gibberellins, thiourea, urea, certain urea derivatives	unknown	unknown but <1,000	2	89, 133	Lettuce seed germination
sucrose, benzimidazole	10-10,000	10	1	136	Etiolated pea stem section
benzimidazole, sugars, adenine,* adenosine,* guanosine*	100-10,000	100	2	105	<i>Xanthium</i> leaf senescence
inorganic salts (high conc. only)	3-3,000	3	2	52, 53	Barley leaf senescence
gibberellic acid*	1-15	1	35	75, 102, 148, 119	Tobacco stem pith callus
none†	unknown	40	21	13	Tobacco stem pith
none†	4-10,000	1-4	21	92	Soybean callus
gibberellins‡	1-100	1	21	16, 68, 71	Carrot root tissue

ناتج هذه المواد جدول مطردة بنشاط السيوكينينات .

ناتج الجبريلينات في هذا الاختبار يظهر أنه لم يحدد بعد .

إلا أن حمض الجبريليك لا يمنع النمو في هذا الاختبار ، إلا أن جبريلينات أخرى سببت زيادة قليلة جداً في النمو .

وبفحص قائمة نظم الاختبارات الحيوية نستطيع أن نستنتج الاستجابات الواسعة ومدى العطف الواسع التي تعزى للسيتوكينينات . فجد أن السيتوكينينات تؤثر على إنبات بذور الخس ، ونمو الجذر وانقسام الخلية والتضخم والتكشف الخلوي ، وتطور وإتمام البراعم الجانبية وتكوين السوق وإنسباط واتساع الأوراق Leaf expansion ، والاستبقاء والاحتفاظ بالكلورفيل في الأوراق المفصولة (أى تأخير الشيخوخة) وتكوين أماكن الجذب للنواتج الأيضية (البالوعات sinks) . وهناك أيضاً توجد التأثيرات الكيميوحيوية العديدة للسيتوكينينات في النباتات ، بعضها ذكر في هذا الكتاب والبعض الآخر مذكور في القراءات المقترحة .

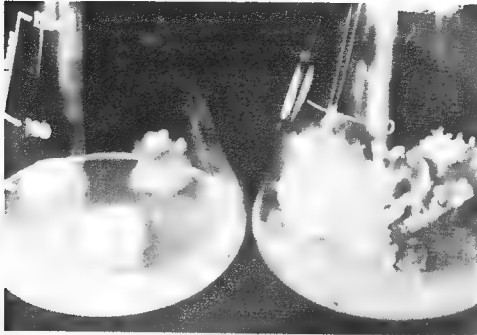
التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

بعد اكتشاف الكينتين kinetin بمدة وجيزة نشرت عدة أبحاث نصف تأثيره على النظم المختلفة لنمو النبات ، وأغلب هذه الأبحاث تتعلق بتأثير الكينتين المشجع لإنقسام وتضخم الخلايا cell division and enlargements . وعلى أى حال فإن السيتوكينينات تنظم عديد من الاستجابات التي ربما تنتج أو لا تنتج من التأثير المباشر للسيتوكينينات .

انقسام الخلية Cell Division :

لاحظ جابلونسكى وسكوج Jablonski & Skoog (42) تبييه الانقسام الخلوي في مزارع كالوس نخاع ساق الدخان ، ولاحظا أنه بالإضافة إلى الكينتين لابد من إضافة الأوكسين (إندول حمض الخليك) في بيئة النمو وذلك حتى يستمر نمو وبقاء نسيج النخاع حياً في المزرعة . وعلى الرغم من أن كلاً من منظمي النمو يعطيان تأثيراً ضعيفاً عند استعمال كل منهما على حدة ، لكن أثر كل منظم إذا استعمل على حده لا يدوم ولا يبقى . ويبدو على الأرجح أن التأثير المنشط والمُشاهد عند بدأ استعمال كل من إندول حمض الخليك أو الكينتين بمفرده ربما يرجع إلى وجود كميات فعلية من هذه المركبات المنتجة داخلياً ألا وهي مشابهاة الكينتين kinetin-like substances وإندول حمض الخليك . وعندما يوجد كل من المركبين معاً وبالتركيزات الملائمة (مثلاً للكينتين ٥،٥ مجم/ لتر وللأندول ٥ مجم/ لتر) مع توفر الفيتامينات المناسبة والمعادن فإن الخلايا تنقسم وتتضخم وتعطي كتلة مفككة غير متكشفة من الخلايا وفي الغالب ثلاثية التضاعف triploid . هذه الكتلة من الخلايا غير المتكشفة يشار إليها بنسيج الكالوس Callus tissue . وظاهرة تبييه انقسام الخلايا وبالتالي نمو الكالوس في وجود الأوكسين

يظهر أنها صفة عامة مميزة لجميع السيوكينينات . (شكل ٢٠ - ٤) يوضح تشجيع انقسام الخلايا بالكيتين وإندول حمض الخليك . وإذا تغيرت النسبة بين كل من الكيتين وإندول حمض الخليك بحيث تكون في صالح الكيتين وهذا يتأق سواء بإضافة كمية أكبر من الكيتين أو باستعمال كمية أقل من إندول حمض الخليك ، فرمما يحفز ذلك تكشف الكالوس ليعطى نبيتات plantlets ذات سيقان وأوراق .



شكل ٢٠ - ٤ : مزرعة أنسجة كالوس الدخان (*Nicotiana tabacum*) . بالتحكم في تبدال النسبة بين السيوكينين إلى الأوكسين فإن نسيج نخاع ساق الدخان يمكن أن تظل وتقسم في المزرعة ككالوس غير متكشف الخلايا (على اليسار) ، أو تحفز إلى الكشف لتنتج براعم تتحول إلى نبيتات (على اليمين) .

From work of F. Skoog and C.O. Miller. Photo by F.H. Witham.

ولكي يحدث الانقسام الخلوي ، فإن سلسلة منظمة من الأحداث لا بد أن تحدث (ألا وهي تخليق الـ DNA ، وإنقسام النواة mitosis وانقسام السيتوبلازم cytokinesis) . وهنا يبرز سؤال ، هل أندول حمض الخليك أو السيوكينين كل بمفرده له تأثير محدد على أى خطوة في هذا التسلسل ؟ تبدأ الإجابة على هذا السؤال - نعم . وجد داس وباتيو وسكوج (20) Das, Patau & Skoog أن كلاً من الكيتين ، والـ IAA

إذا استعمل كل بمفرده يشجع تخليق الـ DNA في مزرعة نخاع الدخان ، حيث وجدوا أيضاً أن كلاً من منظمي النمو لازمان لعملية انقسام النواه mitosis بالرغم من أن الـ IAA يسود في هذه الخطوة . بالإضافة لذلك فقد اقترحوا أنه عندما يوجد أى من إنذول حمض الخليك أو الكيتين بتركيزات عالية فإن الآخر يشكل عاملاً محدداً على الأقل لإحدى الخطوات الثلاثة في التسلسل اللازم لإتمام انقسام الخلية . ودعمت الدراسات التالية مثل هذا الاتجاه من التفسير ، واستنتجت الخلاصة القائلة بأن السيتوكينينات تعمل كمحرك خاص specific trigger لعملية انقسام السيتوبلازم cytokinesis . وهنا تبرز مرة ثانية كما ناقشناها فيما سبق العلاقة بين الجبريلينات وأنذول حمض الخليك عن أهمية التوازن بين هرمونات النمو في النبات ، وذلك لتنظيم نمو وإماتية النبات .

كيف يسبب السيتوكينين انقسام الخلية ؟ سؤال ما زال دون إجابة ، ويبدو أن شطر الأدينين adenine moiety لجزء السيتوكينين يظهر أنه يكون أساسياً في هذه العملية ، إلا أنه يمكن استعمال استبدالات مختلفة للسلسلة الجانبية .

تضخم الخلايا والأعضاء Cells and Organs Enlargement

تنبه وتسبب السيتوكينينات أيضاً تضخم الخلايا ، وهذا التأثير يقترن أيضاً بـ IAA وبالجبريلينات . فمعاملة الأقراص الورقية المفصولة من أوراق الفاصوليا (phaseolus vulgaris) الشاحبة ظلامياً eteolated بالكيتين تسبب تضخم الخلايا (95، 70) ، وهذا التأثير للكيتين يحدث في غياب الـ IAA . لاحظ الجبرين أيضاً تضخم وكبر الخلايا بعد المعاملة بالكيتين في مزارع أنسجة نخاع الدخان (29) وفي جذور الدخان (4) وفي نسيج الخرشوف artichoke المفصول (1) . وقد لوحظ أيضاً تضخم الخلايا بعد المعاملة بالسيتوكينينات الأخرى خلاف الكيتين (53) ، وحيث أن استحثاث السيتوكينين لتضخم الخلايا قد ظهر بوضوح إلا أنه لا يعتبر العامل الوحيد المسبب في انقسام الخلية .

ومن الحقائق الغريبة هي أن السيتوكينينات تشجع التضخم في نسيج الدخان واستطالة الأجزاء العليا لبادرات الفاصوليا النامية في الظلام ، إلا أنه يبطئ عملية استطالة قطاعات السيقان المختلفة ، ويبدو أن مثل هذه التأثيرات المتناقضة ما هي إلا بسبب الظروف الفسيولوجية المختلفة للمادة النباتية أكثر منها بسبب النشاط الجزيئي molecular activities المختلف للمادة الفعالة .

من الظواهر ذات الأهمية الخاصة للسيوكينين هي تضخم وكبر الفلقات المفصولة في كل من : الفجل radish (54) ، والقرع العسلي (اليقطين pumpkin (5) ، والشبيط (23) Cocklebur ، والكتان flax (109) ، والحلبة fenugreek (100) . ويوضح (شكل ٢٠ - ٥) استحثاث تضخم فلقات الفجل نتيجة للمعاملة بالكينتين وقد دُلِّلَ ليذام Letham (49) أن استحثاث الكينتين لإنبساط وتمدد فلقات الفجل المنزوعة يرجع إلى أثره في كبر الخلايا وتمددتها وليس إلى أثره في انقسام الخلايا . وتضخم وكبر الخلايا يرجع على الأقل جزئياً إلى تنشيط امتصاص الماء في هذه الخلايا ، وامتصاص الماء يكون كاستجابة لتكوين وإنتاج السكريات المختزلة في الخلايا الفلقية (40, 7) . وفي وجود السيوكينين فإن بناء السكريات المختزلة يبدو أنه يكون نتيجة للتحويل في الليبيدات conversion of lipids . وبالرغم من أن السيوكينين يبدو أنه لا يؤثر على إنزيمات تحويل الليبيدات ، إلا أن الكينتين يزيد من نشاط إنزيم الإنفرتيز invertase activity في



شكل ٢٠ - ٥ : استحثاث الكينتين لتضخم فلقات الفجل (radish (*Raphanus sativus*) . لحضن الفلقات على ورق ترشح مبل بمحلول منظم يحوى على ٢ مل مول (mM) فوسفات بوتاسيوم (على الجين) لمدة ٧٢ ساعة عند درجة ٢٦ م° وشدة إضاءة مقدارها ٤٥٠ لوكس .

الفلقات ، وبناءً على ذلك فقد أُقترح أن السكروز الذي يبنى في البداية من محول الليبيدات يتحلل بسرعة إلى السكريات النشطة أسموزياً وهي الجلوكوز والفركتوز . ولقد وجد روس وزملاؤه Ross & his colleagues أن الزيتين zeatin يشجع حدوث تغيرات في الجدار الخلوى بميكانيكية غير معروفة ، ويكون نتيجة حدوث تحورات في الجدار الخلوى وزيادة في مرونته ولُونه . ومن ثم فإن السيتوكينينات تبه وتشجع تضخم واتساع الفلقات عن طريق تأثيرها وفعلها على الأقل على عمليتين فسيولوجيتين ، وكذلك أثرها على نشأة وتدعيم العمليات الكيميوحيوية الأخرى .

وتوجد نقطة أخرى مهمة ، والتي تحدث لفلقات نباتات أخرى من ذوات الفلقتين التي تعتمد على هضم المواد الدهنية المخزنة فقد وجد في فلقات الفجل أن الضوء يحثها على التضخم والانبساط ، وتأثير الضوء يكون نتيجة وساطة الفيتوكروم ، إلا أن الاستجابة النهائية الناتجة للمركبات الكيميائية تكون على الأرجح هي السيتوكينينات (40) . إلا أننا لا نعرف بالضبط العلاقة بين هذه الهرمونات النباتية ونظام الفيتوكروم phytochrome system . كيف يُنشط نظام الفيتوكروم phytochrome^(١) بالضوء والتي تُحفز نشاط الهرمونات النباتية - ما زالت تلك الألغاز تشكل تحدياً للعلماء .

إنبات بذور الخس Lettuce Seed Germination

يشجع الضوء الأحمر (red light) إنبات بذور الخس (Lactuca sativa) c.v. Grand Rapids وينشط هذا الإنبات بالأشعة تحت الحمراء infrared (أى الضوء الأحمر البعيد far red light) . إذا نقعت بذور الخس في محلول الكيتينين أو أحد السيتوكينينات الأخرى ثم أنبتت في الظلام فإن إنبات هذه البذور المعاملة يكون أعلى بدرجة معنوية عن إنبات بذور المقارنة (الكترول) النامية في الظلام ، وكانت نسبة إنبات بذور الخس المعاملة بالكيتينين مماثلة لنسبة إنبات البذور التي عوملت بالضوء الأحمر . فضلاً عن ذلك فإن التثبيط الناتج عن معاملة البذور بالضوء الأحمر البعيد يمكن التغلب عليه وعكس أثره ولو جزئياً وذلك بنقع هذه البذور في محلول السيتوكينين لمدة ١٢ إلى ١٨ ساعة قبل المعاملة بهذا الضوء . ويوضح (جدول ٢٠ - ٣ و ٢٠ - ٤) هذه النتائج وكذلك تلك النتائج الخاصة بأقراص أوراق الفاصوليا .

(١) سوف يشرح نظام الفيتوكروم هذا في الفصل الواحد والعشرون .

جدول ٢٠ - ٣ : تأثير الكيتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على إنبات بلور الحس صنف جرانده رابيدس Grand Rapids خلال فترة مقدارها ٧٢ ساعة.

Source: From C.O. Miller. 1956. Plant Physiol. 31: 318.

تركيز الكيتين (مول)	معاملة الضوء	الإنبات	
		تجربة (١)	تجربة (٢)
0	بدون معاملة	8	7
5×10^{-5}	بدون معاملة	84	86
0	أ. دقاتي آخر	96	96
0	ب. دقاتي آخر ثم أعليا أ. دقاتي آخر بعيد	5	7
5×10^{-5}	أ. دقاتي آخر بعيد	86	83

أعطيت المعاملات الضوئية بعد ١٦ ساعة من بداية التجربة .
 * سجلت النسبة المئوية للعدد الكلي الطريش (من ٩٥ إلى ١٠٥ فترة لكل معاملة)

جدول ٢٠ - ٤ : تأثير الكيتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على غو أقراص أوراق الفاصوليا خلال فترة غو مقدارها ٤٨ ساعة .

Source: From C.O. Miller. 1956. Plant Physiol. 31:318.

تركيز الكيتين (مول)	معاملة الضوء	الزيادة في الطول	
		١	٢
0	بدون معاملة	1.05 ± 0.04	1.04 ± 0.04
5×10^{-5}	بدون معاملة	2.48 ± 0.03	2.48 ± 0.03
0	ب. دقاتي آخر	2.58 ± 0.08	2.58 ± 0.08
0	ب. دقاتي آخر بعيد	1.01 ± 0.06	1.01 ± 0.06
0	ب. دقاتي آخر ثم ب. دقاتي آخر بعيد	1.17 ± 0.07	1.17 ± 0.07
5×10^{-5}	ب. دقاتي آخر بعيد	2.49 ± 0.08	2.49 ± 0.08

أعطيت المعاملات الضوئية بعد بداية التجربة .
 * الخطأ القياسي عشرة أقراص لكل معاملة .

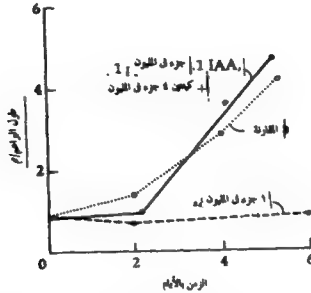
إنشائية ونمو الجذر Root Initiation and Growth

بالرغم من القلة النسبية للتجارب التي أجريت عن تأثير السيوتوكينين على المجموع الجذري ، إلا أن السيوتوكينينات يبدو أن لها المقدرة على كل من التأثير المشجع والمثبط في إنشائية الجنور وإغاثتها . فقد وجد أن الكيتين في وجود « متحللات الكازين » «casein hydrolysate» والـ IAA يشجع إنشائية وإغاثية الجنور في مزارع كالوس ساق الدخان (106) . كما وجد فريز Fries (26) زيادة في الوزن الجاف وزيادة في استطالة جنور بادرات الترمس (lupin) التي تحفز بالكيتين . وقد وجد أيضاً أن جميع تركيزات الكيتين تزيد الوزن الجاف للمجموع الجذري بالرغم من أن استطالة الجذر تثبط بالتركيز المرتفع .

في قطع جذر البسلة المفصولة excised pea root segments فإن التركيزات المنخفضة من الكيتين (5×10^{-6} مول) ظهر أن لها تأثير مشجع محدود على إغاثية الجنور الجانبية ، إلا أنه تحت ظروف التركيزات المرتفعة فإن الكيتين يعتبر مثبطاً في هذا الشأن (114) . وتوجد بعض الملاحظات التي تدل على أن الفعل المتبادل بين السيوتوكينينات والأوكسين ربما يؤثر في مكان نشأة الجنور الجانبية . على سبيل المثال أوضح بونيه وتوري Bonnett (9) and Torrey أنه بإضافة تركيزات مختلفة من الأوكسين والسيوتوكينين إلى نهايات قطع الجنور المفصولة لنبات العليق العادي (common bindweed (Convolvulus) أمكن تغيير وتعديل مكان تكوين الجنور الجانبية .

إنشائية البراعم ونمو الأغصان Buds Development and Shoots Growth

يدل العمل الأصلي في تجارب مزارع كالوس الدخان أهمية دور السيوتوكينينات الأساسية في التحكم في نشأة الأغصان والسيادة القمية . ولقد ناقشنا من قبل السيادة القمية apical dominance ألا وهي تثبيط نمو البراعم الجانبية بالأوكسين المنبعث من البرعم الطرفي ، والخصائص المتحكممة في هذه الظاهرة لم تفهم بالضبط ومن الممكن أن تتضمن عوامل أخرى بخلاف الـ IAA والتي تتداخل معه في العمل . كما إرتماويكسون وثمان (125) Wickson and Thimann في دراستهما عن الفعل المتبادل المشترك للـ IAA والكيتين kinetin على ظاهرة السيادة القمية ، أن نمو البراعم الجانبية في قطع سيقان البسلة قد تثبط عند وضع هذه القطع في محلول مزرعة يحتوي على الـ IAA كما هو متوقع . وبالطبع فإن نمو هذه البراعم الجانبية على القطع الساقية لم يثبط في حالة محلول المزرعة المائي المغذى الغير يحتوي على الأوكسين ، إلا أن إضافة الكيتين مع الـ IAA يحفز وينبه نمو هذه البراعم (أنظر شكل ٢٠ - ٦) .



شكل ٢٠ - ٦ : تأثير الفعل المتبادل للكتين - IAA على نمو البراعم في القطع الساقية لنبات البسلة (*Pisum sativum*). يزال الأثر المبطئ لـ IAA باستخدام الكيتين. التركيزات المستخدمة : ١ جزء في المليون IAA و ٤ جزء في المليون كيتين.

From M. Wickson and K.V. Thimann. 1958. *Physiol. Plant.* 11: 62.

وقد لاحظ ويكسون وثيمان Wickson and Thimann أن تأثير الكيتين على السيادة القمية يمكن ملاحظته أيضاً على الأغصان الكاملة *entire shoots* ، أى في وجود البرعم الطرفي . فقد وجد أيضاً - كما هو الحال في الدراسات الكلاسيكية للسيادة القمية - أن إزالة البرعم الطرفي يهبط نمو البراعم الجانبية أما إذا أعيد البرعم الطرفي مرة أخرى إلى مكانه فإن البراعم الجانبية تثبط بالكامل ، ولكن إذا نزع المجموع الخضرى الكامل في محلول الكيتين فإن تثبيط البراعم الجانبية الناشئ عن فعل البرعم الطرفي يزول إلى حد كبير (أنظر شكل ٢٠ - ٧) .

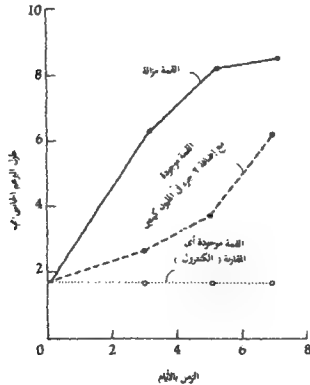
أوضحت أبحاث أخرى عديدة التأثير المنبه للسيوكينات في استحثاث نمو البراعم الجانبية (113، 84) . وعلى سبيل المثال لاحظ تورى (113) Torrey أن الكيتين يُنشئ *initiated* المنشآت البرعمية الأولية *bud primordia* (١) في قطع جذور نبات العليق *(bindweed) (convolvulus arvensis)* (٢) . وكان هذا التأثير السابق أكثر وضوحاً وتميزاً إذا

(١) المنشآت البرعمية الأولية على جذور أى نبات تعتبر منشآت برعمية « عرضية » ، لأن الجذور في العادة لا تحمل براعم وكذلك الأوراق .

(٢) *(Convolvulus)* كلمة لاتينية تعنى الملتف أو الالتفاف *entwine* أما كلمة *arvensis* وهى اسم النوع فهى كلمة لاتينية تعنى الخصب بالزراعة الحقلية وقد تعبر هذه الكلمات جزئياً عن تلك الحشيشة الخطرة التى يصعب مقاومتها نظراً لكون براعم « عرضية » على جذور النبات بعد إزالة المجموع الخضرى الهوائى كما أن هناك تكاثر جنودى آخر . أما الكلمة الإنجليزية *bindweed* فهى تعنى الحشيشة اللطيفة ، واسمها الدارج في مصر القلق .

ما تُعَيِّثُ تلك القطع الجذرية في الظلام .

في إحدى التجارب ، نُقِعَت بادرات الفاصوليا التي يبلغ عمرها خمسة أيام في محلول من الكينتين ، ثم أُعْمِيَتْ بعد ذلك لمدة ٤٦ ساعة وكانت النتائج هي : زيادة الوزن الرطب للسويقات الجنينية العليا - epicotyls - وزيادة إتساع إنبساط الأوراق - وزيادة إستطالة الساق وأعناق الأوراق (petioles) . بالإضافة إلى ذلك فإن الزيتين zeatin يشجع نمو الأعصان الثانوية في بادرات البسلة (127) ، كما يعتقد أنه المادة الكيميائية (الزيتين) المسؤولة عن الكثافة المُفرطة في التفرع الثانوي (excessive secondary shoot development) Fasciation وهو المظهر المتسبب عن الإصابة وتحفره بكتريا الكورنوبكتريوم (46) (Corynebacterium).



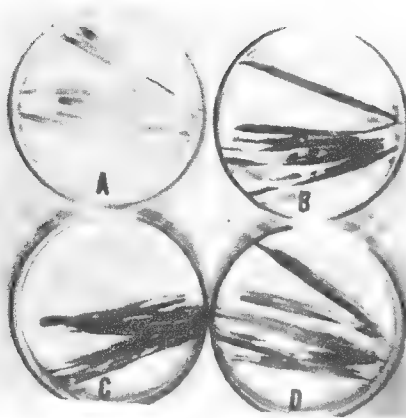
شكل ٢٠ - ٧ : تأثير الكينتين على السادة القمة لنبات البسلة (Pisum sativum) . استعمال ٢ جزء في المليون كينتين يُعطِل جزئياً التأثير المُبطِّئ للزعم الطرفي على نمو البراعم الجانبية

يبدو أن السيادة القمية تُحكم بالتوازن والإتزان بين التركيزات الداخلية لكل من السيوكيتين وال IAA (125) ، فقد اقترح بعض الباحثين أن السيوكيتين له تأثير مثبط مباشر على إنتاج إنزيم أوكسيداز أندول حمض الخليك (IAA oxidase) . وإضافة السيوكيتين إلى البراعم الجانبية من المحتمل أن يُثبط تخليق صور متعددة معينة لإنزيم أوكسيداز ال IAA والتي تنتج طبيعياً عند إنتقال ال IAA من البرعم الطرفي terminal bud ، ويكبح (repression) نشاط أوكسيداز ال IAA ، فإن الأوكسين المنتشر ربما ينبه نمو البراعم الجانبية وإغاثية الأغصان . وبالإضافة إلى إحتيالية تثبيط تحلل الأوكسين السابق الإشارة إليها فإن السيوكينات يمكن أن تُنشئ ميكانيكية جذب « بالوعات » « sinks » في البراعم الجانبية والتي تحفز سرعة إنتقال المغذيات إليها والتي تتضمن منظّمات نمو أخرى والفيتامينات والعناصر المعدنية الغذائية اللازمة لنشأة البراعم ونمو الأغصان . والعلاقة الفعلية للتأثيرات المباشرة للسيوكينات على تخليق أوكسيداز ال IAA أو تأسيس « البالوعات » تشكل إفتراضات جيدة لإجراء المزيد من التجارب على النباتات الكاملة في المستقبل .

الإستبقاء الحفاظي على الكلورفيل وتأخير الشيخوخة في الأوراق Retention of

Chlorophyll and Delayed Senescence in Leaves

إذا فصلت الأوراق الناضجة المكتملة وظيفياً *mature functional leaves* عن النبات فيحدث تحلل سريع للبروتين في الأنصال (blades) ويصاحب هذا التحلل هجرة كل من : المكونات النتروجينية اللابروتينية nonprotein nitrogen - ومكونات الليبيدات - ومكونات الأحماض النووية ، وذلك من خلال الأغشية المختلفة إلى الأعناق petioles ، ويعقب ذلك بسرعة تحلل الكلورفيل مع الإسراع في إختفائه . وكان شينل (18) Chibnall هو أول من أثبت عام ١٩٥٤ م أن تكوين الجذور على الأوراق المفصولة نتيجة للمعاملة بال IAA قد أعاق بداية أعراض الشيخوخة في هذه الأوراق ، وظلت هذه الأوراق بما تحمله من مُنشئات الجذور الأولية النامية في حالة صحية جيدة لعدة أسابيع . واقترح شينل Chibnall أن الجذور أو الأعناق الخاصة بالأوراق المفصولة تنتج هرموناً ينتقل إلى النصل lamina حيث يعمل على إعاقه الشيخوخة . ودلت ملاحظات رتشموند ولانج (99) Richmond and Lang وآخرون (91) أن معاملة الأوراق المفصولة بالسيوكيتين يطيل فترة حياتها عن طريق تأخير تحلل البروتين وفقد الكلوروفيل ، ومن ثم فإن إختفاء الكلوروفيل (فقد اللون الأخضر) يستخدم كدليل جيد لدراسة أثر المركبات على الشيخوخة (أنظر شكل ٢٠ - ٨) .



شكل ٢٠ - ٨ : تأثير الكينين والزينين على الاستبقاء الحفافي للكلوروفيل في أوراق القمح المفصولة .
الأوراق طافية على : (أ) ماء مزدوج التقطير - (ب) - محلول كينين • ملليجرام/لتر - (ج) - محلول زينين •
ملليجرام/لتر (د) محلول زينين • • ملليجرام/لتر

Photo by F.H. Witham.

وخلال الدراسات المبكرة لخواص السيتوكينينات الحافظة للكلوروفيل ، لاحظ الباحثون أن حفظ البروتين والكلوروفيل ليست صفة خاصة ومحددة بالسيتوكينينات فقط ، فقد لاحظ بيرسون وسامبورسكي وفورسيث (93) Person, Samborski & Forsyth أن مركب بنزيميدازول benzimidazole يؤخر شيخوخة أوراق القمح المفصولة . كما لاحظ باحثون آخرون أن الأوكسينات بما فيها الـ IAA (90, 92) وأحماض فينوكس حمض الخليك الكلورونية Chlorinated phenoxyacetic acids والجبريلينات لها نفس التأثير على الأوراق المفصولة من النباتات المختلفة . وتستخدم طريقة حفظ الكلوروفيل في الأوراق المفصولة للكشف عن السيتوكينينات والجبريلينات في نظم الاختبارات الحيوية المتعددة .

أما فيما يخص بالحفاظ الاستبقائي للكلوروفيل في الأوراق المفصولة فقد اقترح أسبورن (Osborne 91) في أوائل الستينات من القرن الحالى أن هذا الاستبقاء يكون من خلال وساطة وتنشيط نظام « RNA - بروتين ». وقد أعلن سيجورا ويوميمورا وأوتا Sugiura, Umemura & Oata (108) أن الكينيتين يشجع صانئ تخليق الـ RNA في الجزيئات الميكروزومية والستوبلازمية microsomal and cytoplasmic fractions لأقراس الدخان الورقية . وأظهرت دراسات أخرى بعد ذلك أثر السيوكينينات على تخليق الـ RNA والبروتين ، وما زلنا لا نعرف الميكانيكية بالضبط .

ولقد وجد أن ما يسمى بالجُزر الخضراء green islands الناتجة عن تجمع الكلوروفيل (مساحات خضراء green areas) . وهى تتكون من خلايا غنية بالنشا ، تلك الجزر تنتشر تبادلياً مع الأنسجة الورقية المصفرة والمُتأخِرة Chlorotic and necrotic وهذه المظاهر (التبرقش) من خصائص الأمراض النباتية التى تسببها فطريات معينة (على وجه الخصوص الأصداء rust) والفيروسات Viruses . وهذه الجزر الخضراء يتم الاستبقاء عليها بفعل السيوكينينات التى تخلف إما بالكائن الحى المسبب للمرض (المعتدى invading) أو تخلفها خلايا النبات المائل (host cells) . وهذا المظهر من مظاهر العلاقة بين المائل - والطفيل host-parasite relationship غير واضحة - واستيطان السيوكينينات في هذه المساحات تبدو أنها تسبب الاستبقاء على الكلوروفيل من جهة ، ومن جهة أخرى تعمل على إنتاج « بالوعات » تعمل على تراكم المغذيات التى تدعم تكاثر الطفيل .

والإضافة الخارجية للسيوكينينات "exogenously applied" تكون فعالة في الحفاظ على الأزهار طازجة وكذلك في الحفاظ على الخضراوات والثمار أثناء فترة ما بعد الحصاد post-harvest . ولم تستعمل السيوكينينات كمواد حافظة للمنتجات النباتية على نطاق تجارى في الولايات المتحدة وذلك بسبب القيود التى تفرضها الحكومة بشأن تعريض مواد الطعام إلى الكيماويات المختلفة .

(١) بالرغم من الأمان الذى قد يبدو الآن من استخدام العديد من الهرمونات النباتية في تنظيم نمو النباتات إلا أن الدول المتقدمة بصفة عامة وجهها لخطر استخدام هذه الهرمونات على مواد الطعام لما قد يكون لها من آثار جانبية ضارة على الإنسان ، إلا أن هذه الدول تصدر العديد من المستحضرات التجارية لتل هذه الهرمونات إلى دول العالم الثالث لاستخدامها على النطاق التجارى وتحيطها الشركات المنتجة بالدعاية الكافية لاستخدامها ، لذلك فيجب على الدول المسعرة هذه الكيماويات سن القوانين وتنظيم تداولها بحيث يقتصر استخدامها على النباتات التى لا تدخل في غذاء الإنسان أو الحيوان كمحاصيل الألياف والأخشاب وزهور الزينة ونباتاتها فقط . كما يجب أن ننوه أيضاً أن بعض الدول المتقدمة تسمح بعلاج المنتجات النباتية الغذائية المصدرة منها بهذه الكيماويات وتحرم استهلاكها داخلياً .

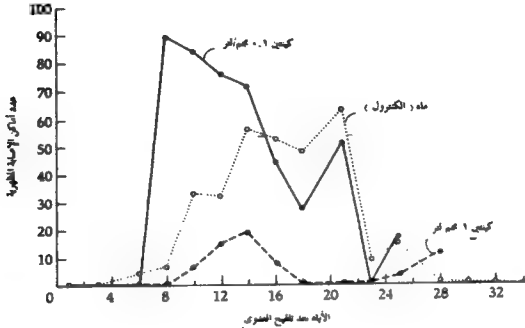
السيتوكينينات والعدوى الفيروسية Cytokinins and Virus Infection

تؤثر السيتوكينينات الصناعية وهى الكينيتين ، ٦ بنزيل - أمينويورين (PAP-6) على إنتاج الفيروسات فى بعض نظم العوائل (45, 85, 110) . وأول من لاحظ ذلك هما الباحثان كيرالى وزمرماي Király and Szirmai (45) ، حيث لاحظا أن إنتاج وتكاثر فيروس موزايك الدخان (TMV) يُثبط فى أقراص أوراق الدخان (*Nicotiana glutinosa*) إذا حُضنت هذه الأقراص بعد التلقيح بالفيروسات inoculation of the virus أى بعد العدوى الصناعية بالفيروس مباشرة فى محلول من الكينيتين تركيزه ٥٠ ملليجرام/لتر . وللوصول إلى أقصى تثبيط للفيروس فيجب معاملة الأوراق الكاملة بالكينيتين قبل تحضير الأقراص الورقية منها ويبدو أن ذلك ضرورى للحصول على أقصى تثبيط .

لاحظ الباحثون أيضا وجود عدد أقل وأصغر لمناطق الإصابة الفيروسية المُضارة (Lesions) فى أشربة الأوراق التى وُضعت تجريبياً على أسطح محاليل من الكينيتين قبل أن تُعدى بالتلقيح صناعياً بالفيروس مباشرة ، وذلك بمقارنتها بمثلاتها التى لم تعامل بالكينيتين ، وكما هو متوقع فإن ٦ - بنزيل أدينين 6-benzyladenine كان أكثر نشاطاً عن الكينيتين فى تثبيط تكاثر الفيروس وعدد أماكن الإصابة المُضارة فى العديد من المواد النباتية التجريبية (2) .

ويبدو أن مستويات السيتوكينينات والتفاعل المتبادل بين العائل والفيروس تعتبر عوامل مهمة للحصول على التأثيرات الثابتة . فمثلا وجد كل من تافترز وسميث وويذام Tavantzis, Smith and Witham (110) أن أوراق الدخان الكاملة غير المفصولة عن النبات إذا رشّت يومياً بالكينيتين ذى التركيزات المنخفضة نسبياً (٠,١ ملليجرام/لتر) لعدة أيام قبل تلقيح العدوى بفيروس البقع الحلقية (TRSV) ring spot virus تنتج عن ذلك معدلات عالية للإصابة ، بينما تركيزات الكينيتين الأعلى من ذلك (١ ملليجرام/لتر ، ١٠ ملليجرام/لتر) تثبط الإصابة (أنظر شكل ٢٠ - ٩) . هذا وقد احتوت مستخلصات أوراق الدخان المصابة بفيروس (TRSV) السابق الإشارة إليه على كمية أقل معنوياً من النشاط السيتوكينيى بالمقارنة بالمستخلصات المتحصل عليها من أوراقه النباتية التى لم تُعدى . كما وجد نفس الباحثون أن تُضخ الجنود المفصولة (إفرازات) root exudates الخاصة بنباتات اللويا *Cawpea* المصابة بعدوى فيروس (TRSV) محتوية على نشاط سيتوكينيى أقل بالمقارنة بتُضخ الجنود الخاصة بالنباتات الغير مصابة . وتدل هذه النتائج على أهمية السيتوكينينات كتفاعل متبادل فى علاقة الطفيل

بالعائل ، والمعلومات الكثيرة من هذه الوجهة تعطى فرصاً مثيرة في طرق تحكم عدوى الفيروس عن طريق السيروكينيئات في مجال واسع من النباتات .



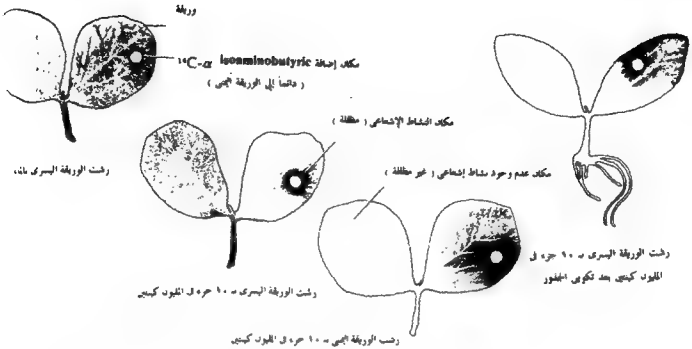
شكل ٢٠ - ٩ : الاختبار الحيوى لأماكن الإصابة المظهرية Local lesion bioassay غير عن درجة نشاط عدوى الفيروس بقدر مواطن الإصابة لكل نصف ورقة لكل نبات لوبيا اختبارى تم تلقيحه بمسبغ أوراق دخان كاملة مأخوذ في الأوقات المبكرة . زُدت الأوراق بماء أو بالكيتين (تركيزات ٠.١ ملليجرام/لتر أو ١ ملليجرام/لتر) يومياً ، ابتداءً من قبل العدوى بسعة أيام واستمرت بعد ذلك .

From S.M Tavanzi, S.H. Smith, and F.H Witham. 1979. Physiol. Plant Path-14: 227-233

انتقال المغذيات والمواد العضوية

Translocation of Nutrients and Organic Substances

في أواخر الخمسينات وأوائل الستينات من القرن العشرين أثبت مودس ومساعدوه إنجليريشت ، وشث Mothes, Englebrecht & Shutte (82, 83) أن الكيتين يسبب انتقال النتروجين الذائب من أوراق الدخان (*Nicotiana rustica*) على نبات الدخان الكامل ، إلى مواضع مساحية لأوراق أخرى على نفس النبات . كما لاحظ هؤلاء الباحثون أيضاً أن الجليسين المميز ذرياً (الموسوم) labeled glycine والمستعمل على ربع النصل الورق السفلى قد انتقل إلى ربع آخر سبق رشه بالكيتين ، ويوضح شكل ٢٠ - ١٠ فعل



شكل ٢٠ - ١٠ : تأثير الكيتين على انتقال ^{14}C - المميز ألفا أمينو أيزوبيوتريك ^{14}C -labeled α -aminoisobutyric

Data from work of K. Mothes.

السيوتوكينينات في عملية الانتقال . وفي الواقع فإن حمض ألفا - أمينوايزوبيوتريك - aminoisobutyric acid والذي لا يدخل في تركيب البروتين قد تراكم أيضاً في الأماكن التي سبق رشها بالكيتين - وتؤدي هذه النتائج إلى اقتراح أن أثر الكيتين في تراكم النواتج الأيضية metabolite accumulation ليس بالضرورة أن يكون ناتج عن تأثير الكيتين المباشر على بناء الـ RNA وتخليق البروتين . وبصرف النظر عن ميكانيكية هذه الظاهرة بالضغط فإن الدلائل تدل بقوة على أن السيوتوكينينات تؤثر على تكوين البالوعات sinks أو أماكن جذب لها أفضلية في اجتذاب وتركيز وتراكم المغذيات .

وافترض بعض الباحثين (127) إحتواء الأوراق النشطة فسيولوجياً وكذلك السيقان على مستويات عالية من السيوتوكينينات تنظم سريان وتدفق المغذيات ، بمعنى أن هذه المواد الغذائية تُسحب إلى أماكن معينة (القسم النامية ، والأوراق الحديثة الإنماء المنسطة ... وهكذا) أثناء طور النمو الخضري للنبات . وعند نضج الأوراق ربما تفقد مقدرتها على إنتاج أو تراكم السيوتوكينينات وبذلك تحدث التغيرات المتتالية في بناء كل من RNA والبروتين والكلوروفيل .

ويبدو أن الشيخوخة وفقد الكلوروفيل ونقص السيوكينينات في الأوراق النامية النمو تتعلق بتطور إغاثية الأوراق المتفتحة الحديثة العمر والتي يبدو أنها تميل إلى تراكم السيوكينينات والمغذيات الضرورية داخلها .

وقد لاحظ ويذام وميلر Witham & Miller (127) زيادة واضحة في السيوكينينات بعد الإخصاب وأثناء التطور الإنمائي لحبوب النرة . وتصل السيوكينينات إلى أعلى مستواها أثناء طور النضج اللبني للحبوب ويكون هذا المستوى أكبر بكثير من مستوى السيوكينينات في السيقان والأوراق . وإذا كانت السيوكينينات تعمل في الحقيقة على تشجيع تكوين « البالوعات » "sink formation" ، فإنها يجب أن تسبب في الانتقال التفضيل للمغذيات من المناطق الخضرية للنبات إلى التراكيب التكاثرية النامية الجديدة . ومن الجدير بالذكر هنا أنه لوحظ في العديد من النباتات الحولية أن تلازم الانتقال وتحرك المواد الغذائية تكونان عمليتين متلازمتين للمواد الغذائية إلى التراكيب التكاثرية ، بينما تعاني الأجزاء الخضرية من فقد في الكلوروفيل والشيخوخة . وما زلنا يجب أن نعلم الكثير عن التنظيم الهرموني لانتقال كل من المغذيات nutrients والمواد الضوء بنائية photosynthate في النباتات . هذا ويعتبر أثر السيوكينين المسبب في تشجيع انتقال المغذيات ذا أهمية من الوجهة الزراعية .

عمل السيوكينينات Action of Cytokinins

أظهرت تحضرات حمض tRNA من مصادر نباتية وحيوانية احتوائها على السيوكينينات ، ويكون شطر اليورين purine moiety الخاص بالسيوكينين مكوناً من مكونات سلسلة tRNA ومجاوراً لعكس الشفرة anticodon ، وتؤثر السيوكينينات على الأرجح على عملية بناء البروتين عن طريق إشتراكها في عملية اتصال tRNA مع معقد الريبوزوم - (mRNA Complex ribosom - mRNA) أثناء تمثيل البروتين . والتحكم في ربط الأحماض الأمينية بهذه الطريقة يمكن أن يقدم لنا التفسير لمشاركة السيوكينينات في العديد من التأثيرات الفسيولوجية . والخلاف أو الاعتراض على هذه الفكرة السابقة باعتبارها الميكانيكية الأساسية لعمل أو فعل السيوكينينات هو أن السيوكينينات المضافة خارجياً exogenous لا تدمج كجزيئات كاملة في جزيء tRNA خلال عمليات التمثيل ، وعلى الأقل لم يثبت الباحثون هذا الإدماج تجريبياً .

الفعل المتبادل للسيتوكينينات والأحماض النووية

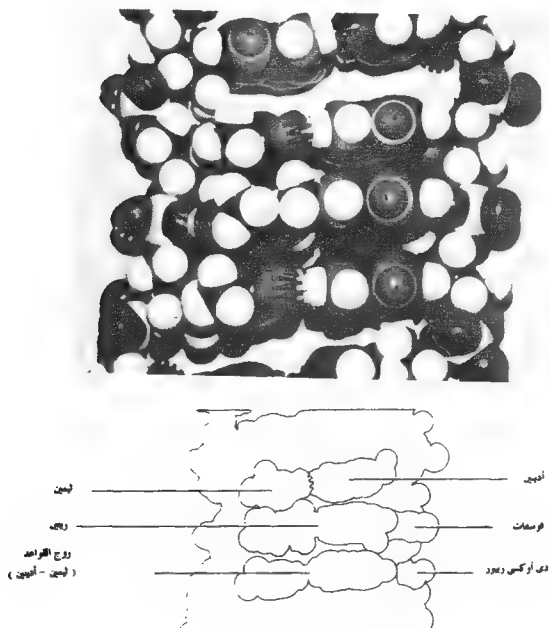
Interaction of Cytokinins/and Nucleic Acids

إقترح بعض العلماء أن الأحماض النووية تعمل كمصدر خلوى للسيتوكينينات الذاتية ، وبجانب وجودها في حمض الـ tRNA ، توجد أماكن أخرى لفعل وعمل السيتوكينينات السيتوبلازمية Cytoplasmic Cytokinins أو السيتوكينينات الخارجية الإمداد exogenously supplied cytokinins . وعلى ضوء إنتاج الكينتين من تحلل دى او كسى أدينوزين deoxyadenosine ، فإن الفكرة السابقة استحققت الجدارة على الرغم أن إنتاج الكينتين مباشرة من الأحماض النووية من الصعب تصور حدوثه بسبب عدم التوافق في الكيمياء الفراغية للسيتوكينينات المشتقة مباشرة من الأحماض النووية (صورة سس Cis form) والمشتقات السيتوكينية الحرة (صورة ترانس trans form) . وفى هذا الشأن فلا بد لنا أن نحصل على تفاصيل ومعلومات كثيرة عن مستويات الصور المختلفة الموجودة في الحياة (in vivo الكائن أو الخلية الحية) .

توجد عوامل كبرى عديدة تدل على أن السيتوكينينات تتفاعل مباشرة مع الأحماض النووية وهذه العوامل هي : (١) تركيب السيتوكينين الكيميائى وعلى وجه الخصوص حلقة الأدينين adenine ring وبالتالي فعاليتها (٢) وجود مركبات سسيتوكينية ريبونوكليوسيدات cytokinine ribonucleosides وسيتوكينية ريبونوكليوتيدات ribonucleotides نشطة في الخلايا (٣) ينبه وينشط السيتوكينين تخليق كل من (RNA) والبروتين (٤) ينبه السيتوكينين نشاط إنزيمات معينة وتكوين نواتج تفاعلها (٥) وجود السيتوكينينات في RNA في المادة الحية in vivo (٦) وجود ارتباط بين الكينتين والأوليغونوكليوتيدات Oligonucleotides .

وطبقاً لبعض الأفكار الأولى التي قدمها علماء فسيولوجيا الحيوان فإن الفعل المتبادل بين الهرمونات والمادة الوراثية أو مكونات المادة الوراثية العضوية تكون مصحوبة بانتقال الهرمونات من خلال المستقبلات receptors ، أما علماء النبات فلم يثبتوا صراحة وجود مستقبل محدد لأى هرمون نباتي ، إلا أن السيتوكينينات وكذلك الأوكسينات والجبريلينات تؤثر بوضوح على الخواص الفيزيكية physical properties للـ DNA (43) . ولقد وجد هندرى وويذام وشهان Hendry, Witham and Chapman (39, 126) أن الجزيئات النشطة حيوياً والتي تعمل كمنظمات للعديد من العمليات الفسيولوجية في النباتات والحيوانات يمكنها على الأقل نظرياً أن تتفاعل مع جزء الـ « DNA المزدوج

الأحبال "double-stranded" عن طريق الإندساس البيني intercalation ، وكما أشرنا من قبل في فصل الجبريلينات ، فإن هذه العملية تتضمن وضع مناسب في الجزئية بين أزواج القواعد لجزء الـ DNA المزدوج الأحبال double-stranded DNA (أنظر شكل ٢٠ - ١١) . والإندساس البيني للسيتوكيتين في جزء الـ DNA لا بد أن يتسبب في



شكل ٢٠ - ١١ : نموذج الحشو - الفراغي CPK space-filling model CPK لاقتراح التفاعل المتبادل بين الـ DNA والسيركيتين . يتفاعل الزئبق مع الـ DNA بين الـ الأديين - ثيمين (A - T) وبين أزواج قواعد الأديين - الثيمين (A-Thymine Pairs) .

إحداث تحورات في الوسادة (أى القالب أو الإستمبة) (template modification) مثل تبديلات الهيكل frame-shifts ، والقراءة الخاطئة misreading ، وكبح الجين gene repression وإزالة كبح الجين gene derepression ... وهكذا ، وهذه العمليات مهمة لميكانيكيات عملية النسخ والترجمة mechanics of transcription and translation وتلك مهمة للعديد من العمليات الفسيولوجية وعمليات التشكل الوراثية المظهرية morphogenetic process ، كذلك من المحتمل جدا ارتباط السيتوكينينات مع الـ DNA المزدوج الأحبال (مثلا تكوين معقدات عكس الشفرة anticodon والتتابع الشفرى codon sequences للحمضين النوويين mRNA و tRNA ، إلا أنه حتى اليوم لا يوجد تدعيم محدد تجريبياً يؤيد تلك التخيلات .

يوجد دليل على ارتباط السيتوكينينات مع البروتين الريبوزومى ribosomal protein ، مما يؤدي إلى اقتراح وجود مكان واحد على الأقل لفعل السيتوكينين على الريبوزوم وتأثيره على بناء البروتين ، وأيضاً بناء على اعتبارات التأثيرات الملاحظة حديثاً والتي تدل على أثر الزيتين على تحورات الجدار الخلوى ، فمن المحتمل أن السيتوكينينات لها أماكن نشاط متعددة في الخلايا النباتية . وأماكن النشاط في الخلية لا بد أن تعكس reflect المعلومات الصادرة من جزئ الـ DNA .

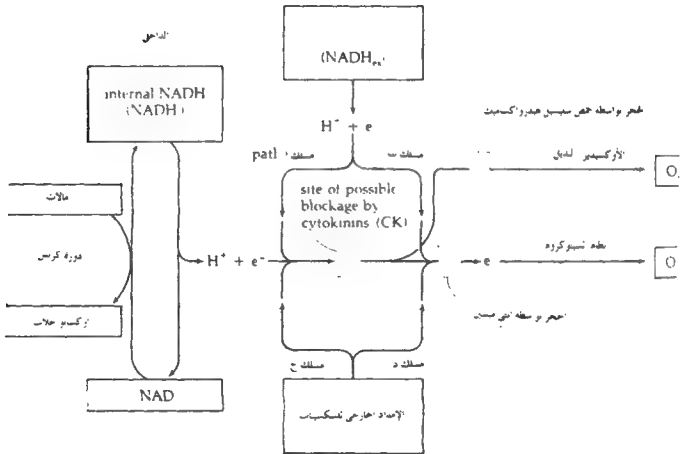
السيتوكينينات والمسلك البديل للتنفس

Cytokinins and Alternative Pathway of Respiration

اتضح من الدراسات الحديثة لـ C.O.Miller أن السيتوكينينات [٦ - بنزيل أمينو يورين (BAP 6-) والكينيتين Kinetin ، و ٦ - أيزوبنتينيل أمينويورين 6-isopentenylamino purine تؤثر على نفس الميتوكوندريا mitochondria المعزولة من ستة أنواع نباتية وهى : الفاصوليا الشجرية bush bean و الفاصوليا المُنَجّ mung bean ، وفول الصويا Soybean ، والذرة maize والبسلة peas والقمح Wheat (75) ، حيث وجد أن السيتوكينينات (٦ بنزيل - أمينويورين - والكينيتين) تثبط استهلاك O_2 في الميتوكوندريا إذا أُمدت بالمالات malate كمادة تفاعل ، إلا أن الزيتين Zeatin والأدينين adenine لا تثبط أكسدة المالات في الميتوكوندريا ، كذلك فإن "6-BAP" تثبط أكسدة كل من NADH والسكسينات Succinate تحت ظروف معينة .

وتثبط السيتوكينين لأكسدة السكسينات في الميتوكوندريا في وجود أنتى ميسين - أ antimycin A يكون مشابهاً لتلك التثبط الذى يسببه حمض سليسيل هيدروأكساميك

salicylhydroxamic acid ، ويوقف مركب أنتى ميسين أ (antimycin A) نظام نقل الإليكترون خلال نظام السيوكروم التقليدي . ولكن حمض سليسيل هيدروأكساميك salicylhydroxamic acid معروف بأنه مثبط لمسلك التنفس البديل ، لذلك فإن الجزء من عملية التنفس الذى يُثبط بسيوكينينات معينة فى وجود أنتى ميسين أ لا بد أن ينتمى إلى المسلك البديل . ويوضح شكل ٢٠ - ١٢ مخططاً لأثر السيوكينين على المسلك البديل للتنفس .



شكل ٢٠ - ١٢ : التأثير المقترح لمركب ٦ بنزيل أدينين والسيوكينينات الأخرى على المسلك البديل للتنفس الميتوكوندىرى mitochondrial respiration فى الفاصوليا الشجرية bush bean ، وفاصوليا المنج mung bean ، وفول الصويا Soybean ، والذرة maize ، والبسلة pen والقمح wheat .

وعند نقطة (CK)^(١) في الشكل فإن السيتوكينينات تمنع أو تحجز^(٢) block سريان تدفق الإلكترونات من الملات (flow of electrones from malate) عن طريق NADH الداخلي (NAD_i). تدفق سريان الإلكترونات من NADH الذي يُمدد خارجياً (NADH_{ex}) (external supplied NADH) والسكسينات Succinate إلى نظام السيتوكروم يأخذ طريقه خلال طريقي ب و د (routes b and d) على التوالي . والسيتوكينينات (CK) لا تحجز الإلكترونات هنا ، ولكن تدفق سريان الإلكترونات إلى الأوكسيديز البديل alternative oxidase (أى المسلك البديل alternative pathway) من NADH الذي يُمدد خارجياً (NADH_{ex}) والسكسينات لا بد أن يكون خلال طريقي أ و ج (routes a and c) على التوالي ، ولا بد أن يُحجز بالسيتوكينينات أو سليسيل هيدروكساميد salicylhydroxamide .

وبالرغم من أن الملاحظات التي قدمها ميلر Miller تثير الاهتمام بالنسبة لأثر السيتوكينين على المسلك البديل ، لكنه يوجد شك فيما إذا كانت هذه التأثيرات ذات أهمية فسيولوجية . وكما أشار ميلر Miller في أنه لكي يُنشط تنفس الميتوكوندريا فإن استخدام السيتوكينينات النشطة بتركيزات أعلى عن تلك اللازمة لإظهار الأثر الهرموني ، أى أن التركيزات تكون أعلى من مدى المجال المطلوب للتأثيرات العقاقيرية pharmacological effects كذلك فالزيتين Zeatin وهو السيتوكينين الطبيعي ذو الانتشار الواسع ليس مثبطاً فعالاً لأكسدة المواد وسريان تدفق الإلكترونات عن طريق المسلك البديل . وهذا التناقض في فعالية هذا الهرمون الطبيعي (الزيتين) ممكن أن يعكس reflect قابلية مقدرة الخلية على التحكم في تراكم هذا الهرمون . وبشكل تأثير بعض السيتوكينينات على التنفس الأسس لمزيد من الأبحاث المُتعمقة والتي يمكن أن تمدنا بالإجابات عن تأثيرات السيتوكينينات عن الأوجه المختلفة للأبيض الخلوى .

التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين Physiological Effects of Ethylene

لقد عرف العلماء منذ زمن قريب أن الإيثيلين يؤثر على العمليات الفسيولوجية المختلفة في النباتات - ابتداءً من الإنبات وحتى نضج الثمار . وقد أدرك المزارعون

(١) اختصار كلمة Cytokinins .

(٢) تعمل بعض الكيماويات كسدود أو حواجز أو موانع لسير تسلسل العمليات الأيضية المتتابعة وقد أفادت تلك المركبات في معرفة تتبع وسير العديد من العمليات الأيضية وبالتالي رسم خرائط هذا التسلسل .

القدماء أن هذا الغاز لا بد أن يشجع إنضاج ثمار مختلف أشجار الفاكهة . والتفاحة المتجاوزة النضج overripe ، والتي قد تسمى بالتفاحة الرديئة bad (أى التالفة) في البرميل barrel^(١) تشجع تجاوز نضج التفاح الآخر المجاور لها من خلال إنتاج الإيثيلين ethylene . والإيثيلين بمعنى آخر ينبه ويشجع إنزيمات التحلل degradation enzymes ، وتفكك الخلايا cell loosening ، و تفاعلات إنضاج فسيولوجية أخرى .

كانت الدراسات الفسيولوجية لنضج الثمار - وظهور طرق التحليل الكروماتوجراف الغازي gas chromatograph الفضل الأول في اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كهرمون نباتي هام . وبعض العمليات الفسيولوجية التي تتأثر بالإيثيلين هي : إنطلاق وتحرر البذور releas of seeds ، وسكون البراعم bud dormancy ، وشحوب البادرات الظلامية seedling etiolation ، ونمو البادرات seedling growth ، ونمو الساق stem growth وإنشائية الزهرة والثمرة flower and fruit initiation ، ونمو وإنضاجية الثمرة fruit growth and ripening ، وتشجيع تساقط كل من الأوراق والأزهار والثمار leaf, flower and fruit abscission .

بالتأكيد فإن الإيثيلين يختلف تماماً في الخواص الطبيعية عن الهرمونات النباتية الأخرى ، فعلى درجات الحرارة العادية الطبيعية الملائمة ، والمناسبة للعمليات الفسيولوجية ، يكون الإيثيلين على الصورة الغازية ، وبالتأكيد فإن تركيبه يكون بسيطاً $(CH_2 = CH_2)$. ولكنه يشبه الهرمونات النباتية الأخرى من حيث أن الكميات الدقيقة (minute) منه تنتج في الأنسجة النباتية السليمة وتسبب تغيرات جوهرية مثيرة dramatic changes^(٢) في العمليات النباتية . اختلاف آخر بينه وبين الهرمونات النباتية ألا وهو أنه ينتشر خارجاً من الأنسجة النباتية بسرعة^(٣) . ويبدو من المحتمل أن العديد من التأثيرات التي قد تنسب إلى الأوكسين بمفرده تحدث في الواقع بتأثير الإيثيلين سواء أكان هذا التأثير بفعل الإيثيلين بمفرده أو بالتعاون مع الأوكسينات . هذا بالإضافة إلى أن الإيثيلين يحدث في المادة الحية in vivo بالتجريح wounding ، وبالاحتكاك (أى الفرك rubbing ، وبالتشعيع radiation) وبعض الكيميوإيات التي تتضمن الأوكسينات .

(١) يبدو أن هذا مثل شعبي دارج في الولايات المتحدة وهو يشابه المثل العامي في مصر وهو الثمرة أنغبة نغطب غيرها والمقصود هنا ليس الثمار في المثل العامي في مصر ولكن المقصود به أن أى تالف يُظف غيره .

(٢) كلمة dramatic تعني ، درامي ، أى المثير للعواطف ، إلا أن معناها هنا الثمرة نتيجة للتغيرات الجوهرية التي تحدث في العمليات الفسيولوجية .

(٣) بالطبع لأنه على الصورة الغازية كما أنه أسهل انتشاراً داخل الأنسجة النباتية في حالة إصابته صناعياً ، خاصة في حالة إنضاج كثير من ثمار الفاكهة صناعياً بعد قطعها بالتخزين خاصة تلك الثمار التي لا تنضج على النبات .

إنضاج الثمار Fruit Ripening (أى التسوية)^(١)

تعانى معظم الثمار من ارتفاع حاد في معدل التنفس ، ثم ما يلبث أن يهبط بالقرب من نهاية الإنضاج (التسوية) . وقد أطلق كيد و وست Kidd and West (44) على هذه الظاهرة إصطلاح « طور حدة الارتفاع التنفسي الإنضاجي الحرج » Climacteric “rise” وذلك في عام ١٩٣٠ م عندما نشرأبحاثهما عن طُرز السلوك التنفسي أثناء تخزين ثمار التفاح ، واختصر الاصطلاح إلى « الطور التنفسي الإنضاجي الحرج » “Climacteric”^(٢) [طور الإنضاج الحرج] وأصبح هذا الاصطلاح شائعاً دولياً ، وهذا « الطور الإنضاجي الحرج » يعمل كدافع أو محرك في الدخول وتقدم تلك التحولات التي تُسرّع من تحول الثمرة من حالة عدم النضج إلى حالة النضج (الصلاحية للأكل edible) .

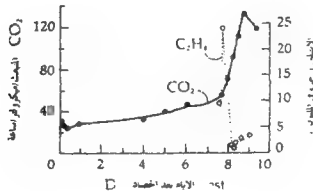
لوحظ قبل اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كنتاج طبيعي من النباتات مع شيء من الدهشة أن الثمار الناضجة ينبعث منها « مواد طيارة » “Volatile substances” تعمل على إسراع إنضاج ثمار أخرى مجاورة لها وقد عرفت هذه المادة بأنها الإيثيلين ، والذي تم اكتشافه بكميات صغيرة في كل الثمار التي تم إختبارها . وأظهرت القياسات التي أجريت على أنسجة الثمار أثناء نضجها أن كمية الإيثيلين تكون صغيرة جداً في جميع الأوقات ولكن هذه الكمية تزيد أكثر من مائة مرة قبل « طور الإنضاج الحرج » مباشرة أو أثناءه . ولقد وُجد أن الظروف التي تبطئ أو تُعيق النضج مثل درجات حرارة التخزين المنخفضة تُعيق أيضاً إنتاج الإيثيلين . وفي النهاية فإن إضافة الإيثيلين للثمار الغير ناضجة سوف يؤدي إلى ظهور « طور الإنضاج الحرج » ويسرع من عملية الإنضاج . وهكذا أصبح من الثابت أن الإيثيلين يعتبر هرمون إنضاج الثمار الحقيقي true fruit ripening hormone .

(١) يجب أن نفرق بين كلمة fruit ripening أى الوصول بالثمرة إلى حالة التسوية والنضج وبين كلمة mature أى اكتمال النمو الناضج .

(٢) كلمة climacteric تعني الفترة الحرجة من سن الإنسان الذي يقع ما بين ٤٥ إلى ٦٠ سنة والتي تبدأ فيها القوى الحيوية في الانخفاض والهبوط - وقد يعبر عنها أيضاً بسن اليأس عند السيدات - وقد اتخذ هذا الاصطلاح في العديد من العلوم البيولوجية الأخرى للدلالة على أطوار معينة يمر بها الكائن الحي لذلك فقد ارتأينا أن نعبّر عنه عربياً في حالتنا هذه « بطور الإنضاج الحرج » والذي ينتهي بالشيوخوخة أو يُعجل بها وذلك للتمييز بينه وبين ما يطلق على حالات أخرى في العلوم البيولوجية .

(٣) يمكن إدراك تلك المواد الطيارة من الرائحة المنبعثة من ثمار الفاكهة في مخازن الإنضاج ، وأيضاً من ثمار الفاكهة الموضوعة في أماكن مغلقة وذلك بحاسة الشم .

في بعض الثمار يتوازي إنتاج الإثيلين مع الزيادة في التنفس خلال « طور الإنضاج الحرج » ، وفي بعض الثمار الأخرى يزداد إنتاج الإثيلين في بداية « طور الإنضاج الحرج » ، ثم يتناقص كلما اقترب معدل التنفس من الذروة (peak) (أنظر شكل ٢٠ - ١٣) . وتدفق (gush) الإثيلين الذي يحدث في أنسجة الثمرة والذي لا يبدو ببساطة أنه إحدى نواتج « طور الإنضاج الحرج » ولكنه بالأحرى يعمل كدافع ومحرك لعوامل أخرى والتي تبدأ في إنشاء عملية الإنضاج . ويجب أن نفهم ونذكر أن عملية إنضاج الثمار عملية ديناميكية نشطة Dynamic active process تتضمن : (١) تحلل المواد المخزنة hydrolysis of stored materials (٢) « التليين » أو « التطرية » من خلال التغيرات الإنزيمية للمواد البكتينية softening through enzymatic changes of pectic substances ، (٣) التغيرات الصبغية Changes in pigmentation ، (٤) التغيرات في مكونات النكهة changes in flavor components (٥) التغيرات الجوهرية المثيرة في التنفس dramatic changes in respiration (٦) حدوث تفاعلات كيميائية حيوية أخرى . ونحن لا نعرف حتى الآن كيف يحفز الإثيلين الإنضاج ، إلا أنه توجد حالياً نظريتان لشرح التغيرات الأيضية التي تحدث أثناء النضج ، وفي كلتا النظريتين لا بد أن يلعب الإثيلين دوراً بارزاً .



شكل ٢٠ - ١٣ : العلاقة بين إنتاج الإثيلين والتنفس خلال طور حدة الإنضاج الحرج .

وقد حاول الباحثون الأوائل أن يفسروا « طور الإنضاج الحرج » Climacteric على أساس أنه تعبير عن التغير في ثبات التنظيم العضوي change in organization resistance ، أى التغير في نفاذية النسيج tissue permeability - وهذا يعنى التغير في خواص نفاذية الأغشية التى تفصل إنزيمات معينة عن مواد تفاعلها ، حيث يحدث هذا التغير خلال « طور الإنضاج الحرج » وهذا بدوره يؤثر على التنفس وعمليات أيضية أخرى . وأدت الدراسات الحديثة للتغيرات في نفاذية الأغشية إلى إحياء هذه النظرية . فقد وجد ساكر Sacher (102) ، على سبيل المثال ، أن زيادة تسرب ونضح الذائبات في نسيج الموز تسبق بداية « طور الإنضاج الحرج » بحوالى ٤٤ ساعة ، وتحدث النفاذية العظمى للأغشية عند ذروة التنفس . كذلك وجد بينج وييل Young and Biale (131) من دراساتها على امتصاص القسفور المشع ³²P في أقراص ثمار الزبدية avocado pear^(١) أن طور الإنضاج الحرج يبدأ بعد حدوث تغيرات في خواص الأغشية الخلوية . ولا بد أن نعلم بالتالى أن الإيثيلين قد وجد أنه يسبب زيادة في نفاذية الأنسجة (58, 121) ، إلا أن تأثير الإيثيلين على نفاذية الأغشية ربما يكون تأثيراً غير مباشر . فقد رأى ماياك و هيلفى Mayak (65) and Helevy أن الإضافة الخارجية للإيثيلين exogenous applications على بتلات الورد قد سببت زيادة نشاط حمض الأبسيسيك (ABA) هذا وقد أوضح جلينكا Glinka (30) أن حمض الأبسيسيك (ABA) قد غيّر خواص نفاذية أغشية خلايا جنود عباد الشمس .

أما النظرية الثانية ، فتعتمد في جوهرها على استمالة تكوين الإنزيمات (enzymes formation) ، وتلقت هذه النظرية دعمها من الدراسات التى أظهرت أن زيادة محتوى البروتين يصاحب ويلازم « طور الإنضاج الحرج » (25, 41) ، فقد تتكون إنزيمات جديدة تختص بعملية الإنضاج "new- ripening enzymes" ويترتب على نشاط هذه الإنزيمات تغيرات في العمليات الأيضية المختلفة والتي تحدث أثناء وبعد « طور الإنضاج الحرج » . وقد أثبت فرنكل وكلين ودبلي Frankel, Klein and Dilley (25) أن إنضاج الثمار يمكن أن يُعاق وذلك بإيقاف تخليق البروتين بمركب سيكلوهيكسيميد cycloheximide عند استعماله في المرحلة المبكرة لطور الإنضاج الحرج . وتشجيع بناء

(١) الاسم العلمى لجنس هذا النبات هو Persen وهو يتبع عائلة Lauraceae - ثمار هذا النبات تحوى على نسبة عالية من الدهون وهى تستخدم في السلاطة والثمار لا تصحج على النبات وتعتبر الثمار مادة علمية جيدة لدراسات الإنضاج ثمرية من جهة وهى من المصادر الجيدة للميتوكندريا المعزولة لذلك فهى مادة علمية جيدة لدراسات التنفس بصفة عامة .

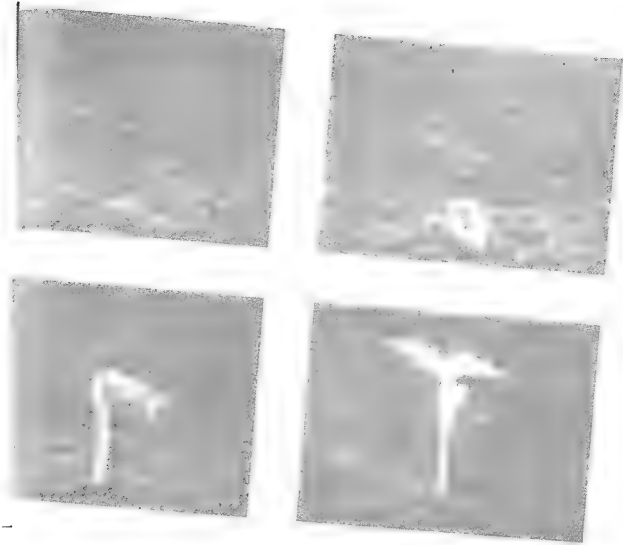
البروتين باستخدام الإثيلين قد ظهرت في العديد من الأنواع النباتية المختلفة (17, 98, 123). هذا بالإضافة إلى أن تخليق الإثيلين يحتاج إلى تخليق البروتين خاصة في المرحلة المبكرة « لطور الإنضاج الحرج » ، ومع ذلك فنحن لا نعرف ما إذا كان الإثيلين عندما يكون في عمله يشجع تكوين بروتين جديد (أى إنزيمات جديدة مثلا) أم لا ؟ ولا بد من إجراء المزيد من الأبحاث لمعرفة طبيعة استقبال الإثيلين ethylene reception وعمله في الخلايا النباتية .

نمو وانبثاق البادرات Seedling Growth and Emergence

أثناء عملية الإنبات فإن كلاً من الجذير radicle والقمة الخضرية shoot tip ربما تُحمى بأنسجة معينة متخصصة . وفي ذوات الفلقة الواحدة فإن غمد الريشة coleoptile وغمد الجذير coleorhiza تُمثلاً أنسجة حماية للسويقة الجنينية العليا وقمة الجذير على التوالي . ولكن في ذوات الفلقتين فإن أسلوب نمو البادرة في التربة أثناء إنباتها وبدونها يكون مهماً على وجه الخصوص كأسلوب حماية لأجزاء النمو الرقيقة للبادرة النامية . وأحد أساليب نمو البادرة ، والمميز لبادرات الفاصوليا على سبيل المثال ، هو الإنبات الهوائي (epigeal germination) حيث تظهر الفلقات فوق سطح التربة مع القمة الخضرية النامية ، وذلك نتيجة لاستطالة السويقة الجنينية السفلى hypocotyl وتكوين الخنطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook (أنظر شكل ٢٠ - ١٤) وعندما تستطيل السويقة الجنينية السفلى فإن القمة الخضرية والفلقات تكون محمية وتسحب إلى أعلى خلال التربة ، وعندما يظهر ويزغ الخنطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى ويتعرض للضوء فتستقيم السويقة وتنمو بعد ذلك بتناسق وذلك كنتيجة لاستقامة الخنطاف المنعطف بفعل الضوء .

وأنواع أخرى معينة من ذوات الفلقتين تتميز بالإنبات الأرضي hypogean germination ، وفيه تظل الفلقات تحت سطح التربة ولا تستطيل السويقة الجنينية السفلى ، وفي هذه الحالة تنقوس الريشة (arched plumule) وتستطيل السويقة الجنينية العليا epicotyl وتحمل القمة الحساسة وذلك كلما اندفع قوس السويقة الجنينية العليا إلى أعلى خلال حبيبات التربة^(١) . وعندما يصل قوس السويقة الجنينية العليا إلى سطح التربة

(١) حيث يتحمل قوس السويقة الجنينية العليا عبء الاحتكاك بالترربة وإزاحة حبيبات التربة من أمام الريشة الرقيقة .



شكل ٢٠ - ١٤ : الإنبات الهوائي نمو بادرة الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) يوضح خفاف السويقة الجنينية السفلى المُقْبَلِي والهيو المتناظر فوق سطح التربة .

مهداه من : Nickerson-Zwaan B. V., Barendrecht, the Netherlands .

فيستقيم هذا القوس بفعل الضوء'' .

وخلال نمو بادرات ذوات الفلقتين فإن الإيثيلين ينتج إما في الريشة وقوس الريشة (في حالة الإنبات الأرضي) ، أو ينتج من منطقة السويقة الجنينية السفلى (في حالة

(١) بالطبع يكون نمو قوس السويقة الجنينية السفلى في بادئ الأمر غير متناسق بمعنى أن معدل النمو في السطح المقعر السفلي يكون أسرع من النمو في السطح المقعر العلوي من السويقة مما يؤدي إلى استقامة السويقة أفقياً حيث يصبح النمو متناسقاً على جميع جوانب السويقة وبمعدل واحد متنز كل ذلك يحدث بمجرد بنوعها من سطح التربة .

الإنبات. الهوائى) . ومكان الإنتاج الخاص بالإثيلين يكون مسئولاً عن تنشئة وتكوين واستمرارية أى من قوس الريشة plumular arch أو الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook تبعاً لطريقة الإنبات. وأثناء إنماء البادرة الشاحبة ظلامياً etulated seedlings داخل التربة فإن الإثيلين يشبط نحو منطقة الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية العليا أو منطقة قوس السويقة الجنينية السفلى . وعندما يظهر ويرز خطاف السويقة الجنينية السفلى أو قوس الريشة فوق سطح التربة فإن الضوء (الضوء الأبيض أو الأحمر الذى طوله ٦٦٠ نانومتر) يسبب انخفاضاً ملحوظاً فى تخليق الإثيلين ويسمح للخطاف العقيفى أو قوس الريشة أن تستقيم ويصير النمو متناظراً على جميع الجوانب بعد أن تستقيم . وكذلك فقد وجد تجريبياً فى البادرات النامية أن الضوء الأحمر (٦٦٠ نانومتر) يشجع إستقامة الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى وإستقامة قوس الريشة ، إلا أن الضوء الأحمر البعيد far-red light (٧٣٠ نانومتر) يصاد ويهكس أثر الضوء الأحمر . وهكذا فإن التعبيرات المورفولوجية التركيب تكوينية الوراثة morphogenetic expression (انبساط الريشة أو السويقة الجنينية السفلى للبادرات) ينظمها مستويات الإثيلين المنتج فيها . ومن الجدير بالذكر أن الأنسجة الخضراء للبادرات لا تكون حساسة للإثيلين مثل نظائرها الشاحبة ظلامياً .

تساقط الأوراق Leaf Abscission

تساقط الأوراق ما هى إلا عملية ديناميكية (dynamic process) لها مدلولاتها الوظيفية من خلال إحلال الأوراق خلال الدورة الخضرية (vegetative cycle) للنبات وكجزء من العملية الميكانيكية لمقاومة برودة الشتاء القارص overwintering (أى التقسية الشتوية winter hardening) وذلك للأشجار متساقطة الأوراق . وتم عملية سقوط الورقة من خلال تكوين طبقات من الخلايا البرانشيمية تكون فى العادة عند قاعدة العنق الورقى . وتوجد بمنطقة الانفصال خلايا ذات حجم أصغر من العناصر الوعائية والألياف مما يؤكد حقيقة أن هذه المنطقة تكون أضعف من المناطق المحيطة بها .

وأثناء إنماء واكتمال نمو (maturation) الأوراق ، فرما ينتج النصل الأوكسين الذى يتدفق منه إلى منطقة الانفصال abscission area حيث يمنع تكوين طبقة الانفصال abscission layer ، إلا أنه عند نقطة ما يبدأ فى تكوين طبقة الانفصال . وتتصف الطبيعة الديناميكية الوظيفية لتكوين طبقة الانفصال بزيادة تخليق الإنزيمات المحورة للجدار الخلقى -cell wall modifying enzymes وكذلك زيادة تخليق البروتينات الأخرى مع زيادة فى التنفس ، هذا

بالإضافة إلى قلة حساسية الخلايا المُسنة aging cells إلى التأثيرات المثبطة للأوكسين ، وعلى النقيض من ذلك فإن تلك الخلايا تصبح حساسة وتستجيب للإيثيلين الذى يسرع من الشيخوخة وتكوين طبقة الانفصال . ومع بداية عملية التساقط فإن إضافة الأوكسينات خارجياً تسرع أيضاً من عملية التساقط ، وهذا التأثير يرجع إلى أن الأوكسين ينبه ويشجع التخليق الحيوى للإيثيلين . وبمجرد أن يتركز الإيثيلين فى خلايا منطقة الانفصال ، فإنه يشجع وينبه إنتاج إنزيم السيلوليز cellulase الذى يحلل السيلولوز cellulose ويسبب تقطيع وتمزيق الجدار الخلوى cell wall disruption وبالتالى تنفصل الخلايا ، وتعمل القوى الميكانيكية مثل الريح على إتمام عملية انفصال وتساقط الأوراق .

الاستجابيات الأخرى Other Responses

بعض التأثيرات الأخرى الإضافية للإيثيلين على نمو النبات تشمل : تثبيط استطالة الجنور والسوق والأوراق - وتشجيع وتنبية تكوين الجنور العرضية (adventitious roots) على السيقان - وتثبيط ظاهرة الانتحاء الأرضى geotropism فى البسلة - وتثبيط التزهير - وتثبيط الحركة التأثرية (الإيقاعية) العليا epinasty .

والإيثيلين مثبط قوى نمو السيقان والجنور ، ومن المعروف أن التأثير المثبط للتركيزات العالية من الأوكسينات يكون بالكامل نتيجة لتنبية الأوكسين لتخليق الإيثيلين ، وفى الواقع فإن قطع الجنور المحضنة مع الأوكسين تُخلق الإيثيلين . وعلى الرغم من أن الإيثيلين يثبط نمو الجنور إلا أن العلماء لا يعتقدون أن الإيثيلين هو المادة الوحيدة المثبطة والمشاركة فى الانتحاء الأرضى للجنور . وكما أشرنا سابقاً (إرجع إلى الأوكسين والانتحاء الأرضى) ، فإن هناك دلائل كثيرة تدل على أن حمض الأبسيسيك abscisic acid هو أحد المثبطات التى تنتج فى القلنسوة root cap والتى تهجر جانبياً migrates laterally وتثبط النمو .

والإيثيلين مثبط فعال فى نمو البراعم ومن هذه الوجهة فرمما يكون له تأثير مُتحكم فى السيادة القمية . ويبدو أن الإيثيلين يكون سائداً فى وجوده فى الأنسجة المرستيمية حيث يُنتج الأوكسين فى هذه الأنسجة . وفى النباتات الضوء إثباتية الناضجة (1) - mature light

(١) بالطبع جميع النباتات الخضراء هي نباتات ضوء إثباتية إلا أن المقصود بها هنا هي تلك النباتات التى تحتاج إلى ضوء الشمس الساطع وليست نباتات الظل والتى لها احتياجات ضوئية أقل من ضوء الشمس الساطع .

grown plants يبدو أن نمو البراعم الجانبية يُعاق بفعل إندول حمض الخليك في إنتاج الإيثيلين في مناطق العقد nodal regions وذلك كنتيجة لانتقال الأوكسين إلى هذه المناطق من البرعم الطرفي وأنصال الأوراق .

وقد عرفنا من قبل أن السيوكينينات يمكنها أن تتغلب على التأثير المشط للـ IAA على نمو البراعم الجانبية . وأظهرت دراسات بوج و بوج (12) Burg & Burg أن تثبيط نمو البراعم الجانبية بالإيثيلين أو الأوكسين يتم التغلب عليها بالكامل بالكيتين . أما الدراسات الأخرى فقد أظهرت أن نمو البراعم الجانبية يمكن أن يحدث جزئياً على نباتات البسلة الكاملة عند وضعها في جو يحتوى على ٥% CO_2 (112) ، حيث يعتبر ثاني أكسيد الكربون مشط تنافسي (competitive inhibitor) للإيثيلين .

ويتميز تثبيط استطالة الجذور والسيقان بالانتفاخات الجانبية (lateral swelling) وخاصة في المناطق العادية للاستطالة . ومن الثابت بعض الشيء عن هذه التأثيرات تلك الحقيقة في أن سيقان البسلة الشاحبة ظلامياً في وجود الإيثيلين فلا تُبدى أو تُظهر استجابة للجاذبية gravity ، ونتيجة لذلك فإنها تنمو بطريقة غير مستجيبة لانتحاء الجاذبية ageotropic (أى غير حساسة أو غير مستجيبة للجاذبية) . ونحن نستطيع أن نُفسر ذلك التأثير للإيثيلين بأنه يعمل كحاجز blocking للتحرك الطبيعي للأوكسينات والذي يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية ، فقد لاحظ الباحثون أن قطاعات ساق البسلة النامية في محاليل مخففة من الأوكسين عادة ما تُظهر تقوساً ملحوظاً يساوى ٤٠° أو أكثر . وكما لا بد أن نتوقع فإن تقوس القطاعات يرجع للتوزيع غير المتناظر للأوكسين . قطاعات ساق البسلة المُحضنة incubated على جانبها في محلول ^{14}C -IAA أظهرت تناسباً لتوزيع ^{14}C من الجانب السفلى إلى الجانب العلوى يعادل ٧٢ : ٢٨ ، إلا أن هذه النسبة تصير ٥٥ : ٤٥ لو اشتملت التجربة على الإيثيلين (11) ، وعلى هذا الأساس ، ففي قطاعات ساق البسلة على الأقل فإن التحرك الجانبي للأوكسين الذي يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية قد حجز بالكامل بالإيثيلين . وقد لاحظ الباحثون عدم وجود تأثير ذاتي ومباشر للإيثيلين على الانتقال الطولي للأوكسين ، إلا أن التعريض الطويل للإيثيلين يثبط الانتقال الطولي للأوكسين .

وقد وجد عدد من الباحثين أن التركيزات المنخفضة من الـ IAA وأوكسينات أخرى تسبب تكوين الإيثيلين في الجذور والسيقان والأوراق والأزهار والثمار لجميع النباتات التي اختبرت ، وعلى ذلك فإن معظم التأثيرات المشطة لتركيزات الأوكسين المرتفعة ترجع إلى الكميات الزائدة للإيثيلين الذي يتكون .

تعريض الورقة للإيثيلين يشجع النمو متفاوت والمتباين differential growth ، مع زيادة سرعة النمو على الجانب العلوى ، ويمكننا أن نلاحظ هذا النمو كارتفاعات جانبية للخلايا عند قاعدة العنق والعرق الوسطى midvein ، وهذه الظاهرة تعرف بالحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinasty والتي تسبب انحناء الأوراق إلى أسفل ، ويسبب الأوكسين نفس التأثير وذلك من خلال تشجيع الأوكسين في تخليق الإيثيلين في المادة الحية in vivo . وفيما يخص بتأثير الأوكسين كمبيدات الحشائش الأوكسينية الفينوكسية لحمض الخليك phenoxy acetic acids عادة ما تحفز الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية في النباتات المرشوشة عرضاً أو ما تدرفه الرياح المحملة ببقايا الأوكسين إلى الصوب الزجاجية أو الحقل . وتحت الظروف العادية (التركيزات الفسيولوجية) فإن الإيثيلين يكون مهماً في تنظيم زاوية الأوراق العادية عن طريق التحكم في التوازن بين استجابيات الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinastic والحركة التأثيرية الإنمائية السفلية hyponastic (نمو الجانب السفلى) .

ويشط الإيثيلين الأزهار في معظم النباتات ، إلا أن الأناناس pineapple هو الإستثناء المشهور في هذا الشأن . وفي الحقيقة فإن الأوكسين المضاف خارجياً قد استعمل لتثبيبه إنتاج الإيثيلين وتشجيع لإزهار الأناناس . كما استعملت المادة التجارية « إثيل » « ethrel » لدراسة أثر الإيثيلين على الأزهار ، حيث يتحرر الإيثيلين من هذه المادة الكيميائية . ويتوقع العلماء أن مثل هذه الكيماويات التي تطلق الهرمون النباتي phytohormone-releasing chemicals أو « مولدات » « precursors » الإيثيلين في التخليق الحيوى في النباتات سوف يكون لها استخدامات تطبيقية تجارية واسعة في المستقبل في تنظيم نمو النبات .

التخليق الحيوى للإيثيلين Ethylene Biosynthesis

كان ليبيرمان ومايسون وكوبنشى ووردال Lieberman, Mapson, Kupnishi and Wardale (56) أول من اقترحوا أن الحمض الأميني الميثيونين methionine المحتوى على الكبريت هو المُنشئ الأول الطبيعي (primary natural precursor) للإيثيلين في النباتات . ويعتبر يانج وكو وبرات Yang, Ku, and Pratt (130) أول من لاحظوا تحت ظروف نظام نموذجي model system أن الإيثيلين يمكن أن يتكون من الميثيونين وقد أعلنوا ذلك عام ١٩٦٦ ، وأظهرت الأبحاث بعد ذلك بسرعة أن معاملة الثمار والأنسجة الحضرية بالمثيونين يسرع من إنتاج الإيثيلين (13, 56) ، هذا بالإضافة إلى أن يانج Yang (128) أثبت

وأهم الصفات المميزة للتمثيل الحيوى للإيثيلين كما هو مبين في (شكل ٢٠ - ١٥) أن ذرة الكربون الأولى للميثيونين تتصاعد على صورة CO_2 والتي تتحرر مع NH_3 أما ذرة الكربون الثانية فتتحول إلى حمض الفورميك formic acid ، أما ذرتا الكربون الثالثة والرابعة فتمنحان للإيثيلين كما أثبت ذلك بورج وكلاجت (13) Burg and Clagett في عام ١٩٦٧ م ثم أخيراً بواسطة يانج Yang (128) ، والكبريت المتبقى يعاد مرة أخرى إلى دورة إنتاج الميثيونين .

وأهم الملامح في هذا المسلك الموضح في (شكل ٢٠ - ١٥) يمكن إيضاحه فيما يأتي :

الخطوة الأولى : تحويل الميثيونين (methionine (MET إلى S - أدنوزيل ميثيونين S-adenosylmethionine (SAM) ويحتاج ذلك إلى ATP الذي يعطى بيروفسفات pyrophosphate والفسفور غير العضوى (Pi) .

الخطوة الثانية : يتحول (SAM) إلى ١ - أمينو سيكلوبروبان ١ - حمض الكربوكسيلك 1- aminocyclopropane -1- carboxylic acid أو (ACC) وهذا التفاعل يحفزه إنزيم تخليق الـ ACC (ACC synthetase) وهذا على الأقل في أنسجة ثمار الطماطم (129) ، وهذا الإنزيم يتحكم في معدل تكوين الإيثيلين ، وتنظم بعض الكيماويات نشاط هذا الإنزيم أو مستواه والتي تشمل الـ IAA ، وكذلك بالجروح وفي وجود أو غياب الأوكسجين (حيث ينقص مستوى الإنزيم تحت الظروف اللا هوائية) وكذلك بعض العوامل (من المحتمل هرمونات نباتية) الخاصة بعملية الإنضاج (التسوية) . ومعنى أكثر دقة ميكانيكية ما مجهولة حالياً ، فإن كل العوامل السابقة الذكر تعمل

بطريق مباشر على حث الإنزيم وبهذه الطريقة تتحكم في معدل تكوين إنزيم ACC synthetase وبالتالي تتحكم في إنتاج الإيثيلين . والنقطة الهامة التي يجب التأكيد عليها هي أن الـ IAA يبنه إنتاج الإيثيلين وذلك من خلال فعله الأساسي على حث إنزيم "ACC synthetase" (129) ، تلك الحقيقة هامة لتفهم الفعل والعمل الهرموني على ضوء المعلومات الوراثية genetic information ، وفضلاً عن ذلك فإن الهرمونات النباتية المحنة للإنزيمات لا بد أن تتفاعل كيميائياً مع الأحماض النووية . وكما هو موضح في (شكل ٢٠ - ١٥) فإن الخطوة الثانية ممكن أن تثبط أيضاً بالمواد التي تثبط الإنزيم مثل الأمينو إيثوكسي فينيل جليسين aminoethoxyvinylglycine (AVG) والأمينو أوكسي حمض الخليك aminooxyacetic acid (AOA) . كذلك فإن أحد الملامح الهامة الأخرى في الخطوة

الثانية هي إعادة دخول الكبريت في تمثيل وبناء ميثونين جديد (129) . في هذا المسلك يوجد مركب « S - ميثيل أدينوزين » "S- methyl adenosine" والذي يؤدي إلى تكوين « S - ميثيل ريبوز » "S- methyl ribose" ، وبالتالي يؤدي إلى تكوين الميثونين وهذه الخطوة الأخيرة لم توضح في الشكل (٢٠ - ١٥) .

الخطوة الثالثة : ويحدث فيها تحول (ACC) إلى الإثيلين ويترتب عل ذلك إنتاج CO_2 ، والأمونيا وحمض الفورميك (formic) وتنشأ المركبات الكربونية (فيما عدا الإثيلين) من ذرتي الكربون الأولى والثانية الخاصة بالميثونين ، أما كربون الإثيلين فيأتي من ذرتي الكربون الثالثة والرابعة للميثونين . والعوامل التي تؤثر في هذا التفاعل هي العوامل التي تشجع الإنضاج (تسوية الثمار) ، والمستوى العالي المثلث من CO_2 ، بالإضافة إلى أن التفاعل يُشبط بالمستويات العالية من CO_2 ودرجات الحرارة الأعلى من $35^{\circ}C$ م والعوامل الفاصلة uncouplers والتي تفصل الفسفرة التأكسدية عن إنتقال الإلكترون مثل الداى نيترو فينول (DNP) dinitrophenol .

ولقد أشار يانج Yang (129) أن فهم هذا المسلك مع ميكانيكية أو آلية تكوين الإنزيمات في الأنسجة النباتية سوف يؤدي إلى التحكم الناجح والمفيد في العمليات الفسيولوجية الضارة لمرحلة « ما بعد الحصاد » "post- harvest" ويؤدي كذلك إلى التحكم في إحداث التشكل المورفولوجي الوراثي morphogenetic events المتأثرة بالهرمونات النباتية .

حمض الأبيسيك Absciscic Acid

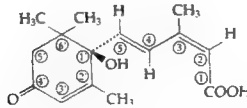
في عام ١٩٦٤ عزل كل من ليو وكارنر Liu and Carns (57) مادة على صورة بلورية من ثمار القطن الناضجة (لوز القطن) ، هذه المادة شجعت تساقط أعناق أوراق القطن المنزوعة الأنصال ، ولم يحدد تركيب المركب المعزول وسمى أبسيسين (١) "abscisin I"^(١) وقد أدى اكتشافه إلى اكتشاف مادة مشابهة عزها أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (89) من ثمار القطن الحديثة العمر وسموها أبسيسين (٢) "abscisin II"^(٢) . وأدى التحليل الكيميائي

(١) بالطبع أستخدم هذا الاسم من فعل المادة على التساقط ، فإذا شئنا أن نعرفها فيمكن أن نقول المُسقط (١) أو (٢) .

الجزئى لأبسيسين (٢) فى ذلك الوقت إلى معرفة أنه مركب من خمسة عشرة ذرة كربون .

وأثناء اكتشاف أبسيسين (٢) نشر إيجلز ووارينج (22) Eagles and Wareing أبحاثاً تفيد استخلاص مثبط يتراكم فى أوراق نبات التامول^(١) birch الموضوع تحت ظروف نهار قصير short-day . وعندما أعيد إضافة هذا المستخلص على أوراق بادرات التامول^(١)، ترتب على ذلك الإيقاف الكامل للنمو القمى apical growth . وأدت هذه النتائج إلى أن اقترح هذان الباحثان أن هذا المركب هو مشجع الكمون والسكون (dormancy inducer) ، لذلك فقد أطلقا على هذا المركب الغير معروف الصفات الكيميائية فى ذلك الوقت اسم دورمين^(٢) dormin (أى المُسْكِنُ أو المُكْمِنُ) .

وفى عام ١٩٦٥ م تمكن أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (88) من اقتراح التركيب الكيميائى لمركب أبسيسين (٢) ، كما تمكن كونفورث Conforth وزملاؤه (19) من عزل الدورمين dormin فى حالة نقية من المستخلصات الميثانولية methanolic extracts من أوراق نبات الشنار الأمريكى (السيكامور^(٣) sycamore) ، والمهم أنهم وجدوا أن أبسيسين (٢) والدورمين هما مركب واحد له تركيب كما هو موضح فى (شكل ٢٠ - ١٦) ألا وهو حمض الأبسيسيك .



شكل ٢٠ - ١٦ : حمض أبسيسيك S-abscisic acid

(١) هذا النبات يتبع العائلة البندقية Corylaceae إلا أنهم فى بعض الأحيان يسمونها العائلة التامولية Betulaceae نسبة إلى جنس التامول (Betula) وقد يعرف عريياً بالبيولا عن اللاتينية وجميع نباتات هذا الجنس من نباتات الأشجار التى تُغل أجود أنواع الأخشاب كما يتبع هذا الجنس أيضاً تامول الورق .

(٢) بالطبع هذه الكلمة مشتقة من فعل هذا المركب على تشجيع السكون ويمكن تعريه إلى المُسْكِنُ أو المُكْمِنُ .

(٣) سبق التعريف بهذا النبات فهو يتبع العائلة الشنارية plantanaceae واسم الجنس العلمى plantanus أما تسمية هذا النبات بالسيكامور فهى تسمية خاطئة تؤدى إلى اللبس بينه وبين الجميز Ficus sycomorus . ونباتات جنس الشنار تستخدم فى صناعة الأخشاب ومنتجاتها .

ولتجنب الالتباس والحيرة التي تنتج من اختلاف الأسماء لنفس المركب الواحد ، قرر العلماء الأساسيون الذين قاموا بالعمل في بداية مراحله على أسس نظام قياسي للتسمية ، تسمية هذا المركب الجديد المكتشف باسم حمض الأبيسيك (ABA) ^(١) وأسقطت أسماء أبسيسين (١) و (٢) والدورمين وتظهر تلك الأسماء فقط في الدراسات الرائدة الأولى فقط .

كيمياء حمض الأبيسيك Chemistry of ABA

يعتبر حمض الأبيسيك من مركبات سس كويرترين ses quiterpene ويحتوي على خمس عشرة ذرة من الكربون ويتميز بحلقة سداسية التكوين ومركزاً غير متناظر وستة من الكربون الإستبدالي الغير مشبع (أنظر شكل ٢٠ - ١٦) والمركز غير المتناظر هو المسئول عن وجود صورتين من المشابهات الضوئية enantiomorph form (أحدهما صورة في المرآة للآخر لا تنطبق عليه) ، وهي R - حمض الأبيسيك (R) abscisic acid ، والثانية S - حمض الأبيسيك (S) abscisic acid وصورة الحمض (S) هي الصورة النشطة الموجودة طبيعياً ولهذا السبب يشار إليها ببساطة بـ حمض الأبيسيك أو (ABA) دون تحديد . هذا بالإضافة إلى أن المشابهين نشطان ضوئياً ، فمثلاً (S)(+) - حمض الأبيسيك (S)(+) - abscisic acid يعني الدورة dextrorotatory أى يتسبب في انحراف الضوء المستقطب بشدة إلى اليمين . وفي الحقيقة فإن حمض الأبيسيك يُكشف عنه عادة بطرق التشتت الضوء بصرية الدورانية (optical rotatory dispersion techniques) لأنه يعتبر من أكثر المنتجات الطبيعية ذات النشاط الضوئي المعروفة للإنسان .

طرق الكشف Methods of Detection

من أكثر الطرق ذات الأهمية التاريخية للكشف والتحقق من حمض الأبيسيك هي طرق التحليل الاسبكتروبولاريمترية (الطيف مِقْطَاطِيه) (spectropolarimetric analysis) ، والتحليل الكروماتوجرافي الغازي (gas chromatographic analysis) ، وطرق الاختبارات الحيوية (bioassays) .

طرق التحليل الطيف مِقْطَاطِيه Spectropolarimetric Analysis

يعتبر حمض الأبيسيك فريداً في تركيبه حيث أن ذرة الكربون الأولى الغير متناظرة

(١) جرى العرف على كتابة هذا الاسم عربياً أبسيسك . ويمكن ترجمته عربياً بـ حمض التساقط .

في الحلقة (اليد المركزية a chiral center) تقدم لنا وسيلة سهلة للكشف عن الحمض باستخدام التشتت الدوراني للضوء بصري (ORD) optical rotary dispersion الخاصة بالحمض واستغلت هذه الخاصية لعمل التقديرات الكمية والنوعية لحمض الأبسيسيك (ABA) في مستخلصات على درجة معتدلة من النقاوة (67) .

وتحسين طريقة (ORD) يستلزم استخدام كل من طريقة (ORD) أى التشتت الدوراني الضوئي وامتصاص الأشعة فوق البنفسجية بالحمض (ABA) وهذا مهم على وجه الخصوص في حالة تقدير كميات الحمض (ABA) بعد عمليات العزل الابتدائية والتنقية الجزئية وبعد التنقية النهائية . والباحث المهتم بتفصيلات هذه الطريقة عليه أن يرجع إلى المراجع الخاصة بهذا الموضوع (67) ، إلا أن هذه الطريقة لم تعد أكثر شيوعاً منذ أن حلت محلها طرق التحليل الكروماتوجرافي الغازي .

التحليل الكروماتوجرافي الغازي Gas Chromatographic Analysis

تعتمد طريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل Gas liquid chromatography (GLC) على تحضير وتطاير مشتقات الحمض المختلفة مثل مشتقات ثلاثي الميثيل سيليل (ABA trimethylsilyl) ، وتنقى العينة في العادة بالكربون النشط وتخلط بمواد مثل بس - تراي ميثيل سيليل أسيتاميد bis- trimethylsilyl acetamide لكي ينتج مشتق حمض الأبسيسيك تراي ميثيل سيليل trimethylsilyl drivative of ABA ، وتقاس المشتقات المختلفة بعد ذلك بطريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل (GLC) وتنسب إلى كمية معلومة من محلول الحمض المعامل بنفس الطريقة ، وهذه الطريقة حساسة جداً ولها المقدرة على تقدير كمية من حمض الأبسيسيك في حدود ٠.٣٠ ميكروجرام من المواد المشابهة جداً للحمض - ويجب أخذ الحذر في تحضير مشتقات تراي ميثيل سيليل trimethylsilyl واستعمال أعمدة (GLC) ومعايرة Calibration الجهاز .

ومن أحسن الوسائل التحليلية الشائعة قوة لدراسة حمض الأبسيسيك ABA في مستخلصات النبات هي استعمال الطريقة المشتركة بين التحليل الكروماتوجرافي الغازي وطريقة المطياف الكتلي Gas Chromatography- mass spectrometry (GC-MS) وأساس هذه الطريقة هو فصل مكونات العينة إلى ذرات كروماتوجرافية Chromatographic peaks والتي يمكن تقديرها والتحقق منها مباشرة من خلال أطيافها الكتلية mass spectra والطيف الكتلي لمركب ما mass spectrum يعتمد على أن الجزيئات fragments المشحونة (أى ذوات الشحنة) تكون من الخصائص التشخيصية لتركيب المركب .

واستخدم العلماء على درجة كبيرة من الأداء التحليل الكروماتوجرافي السائل وأجهزة الكشف عن الأشعة فوق البنفسجية *liquid chromatography and UV detectors* باستمرار ويتقدم وذلك لتنقية والتحقق من حمض الأبيسيك والهرمونات النباتية الأخرى . وهكذا فإن عدد الطرق التحليلية وأجهزتها قد تقدم بدرجة ملحوظة منذ زمن العالمين وينت Went ودراساته الرائدة في مجال الأوكسينات .

الاختبارات الحيوية Bioassays

طرق الاختبارات الحيوية التي تستخدم للكشف عن حمض الأبيسيك عديدة وتشمل الأمثلة الآتية للاستجابات الحيوية : تثبيط إنبات البذور ، وتثبيط انحناء غمد الريشة *inhibition of Coleoptile Curvatures* أى النمو المستقيم ، وتثبيط تخليق إنزيم ألفا - أميليز في خلايا - الأليرون *aleurone cells* ، وإسراع التساقط في طبقات الانفصال *acceleration of abscission in excised abscission zones* .

وعلى الرغم من أن العديد من الاختبارات الحيوية قد طُورت لاكتشاف حمض الأبيسيك ، ولكن يجب ألا نعتمد على اختبار حيوى واحد بل على خليط من الاختبارات الحيوية للتحقق من مادة ما نشطة حيويًا . وتكون الاختبارات الحيوية مفيدة في تعقب أثر *tracking* هرمونا نباتياً جديداً يكون موجوداً في المستخلصات النباتية . وتكون الاختبارات الحيوية فعالة في الدلالة على وجود فئات المركبات مثل النشاط الدال على نوعيات من الأوكسينات والجبريلينات والسيروكينيات . وعلى أى حال فإن الاختبارات الحيوية معرضة للاختلافات والتغيرات وعدم التخصص وتأثير عوامل النمو الأخرى .

وأحد الملامح أو الخصائص المهمة لبعض نظم الاختبارات الحيوية الواسعة الاستخدام والتي طورت في الدراسات المبكرة للمواد الجديدة هي استخدام هذه الاختبارات الحيوية كأدوات لدراسة العمليات الفسيولوجية وميكانيكية فعل أو عمل الهرمونات النباتية الجديدة ، وهناك اختبارات حيوية منتخبة ومتخصصة ومحلة إحصائياً بالعديد من الباحثين تكون ذات فائدة عظيمة للغاية في تقييم فعل الهرمونات النباتية .

التخليق الحيوى لحمض الأبيسيك Biosynthesis of ABA

من الممكن أن نقول ببساطة أنه بما أن حمض الأبيسيك مركب سس كوترين *sesquiterpene* فهو يحتوى على ثلاث وحدات من أيزوبرين *isoprene unite* - والدلائل

التي تدل على أن حمض الأبسيسيك مثل الأيزوبرينويدات isoprenoids تشتق من حمض الميفالونيك mevalonic acid (67) ، ويجب أن نعلم أن مسلك حمض الميفالونيك mevalonic acid pathway ذو أهمية كبرى في تمثيل هرمونات نباتية أخرى ولقد ذكرنا سابقاً أهمية هذا المسلك في تخليق الجيريلينات والزيتين والستيوكينينات الأخرى بالإضافة إلى حمض الأبسيسيك (ABA) . وتبعاً لأبحاث ميلبورو Milborrow (66) وهو الذي اشترك في كثير من الأبحاث المبكرة والتي تتعلق بالتركيب الكيميائي لحمض الأبسيسيك والتي أظهرت أن تخليق حمض الأبسيسيك في أوراق نباتات الفاصوليا والزبدية avocado ربما تحدث بصفة أساسية في البلاستيدات الخضراء ، واقترح بعض الباحثين أن حمض الأبسيسيك ABA هو ناتج التحول الضوئي photoconversion للزانثوفيلات Xanthophylls وهنا يظهر بالتأكيد التشابه بين نوعين من المركبات وعلى وجه الخصوص بين الأصل الوسطى المباشر المُولد immediate precursor لكل من زانثوكسين Xanthoxin وحمض الأبسيسيك ، ولكن لا يوجد دليل يرفع مستوى هذه الأفكار فوق مستوى هذه التأملات في هذا الوقت .

إنتقال حمض الأبسيسيك Translocation of ABA

يحدث تخليق حمض الأبسيسيك بصفة غالبية في الأوراق المكتملة النمو ومن هناك ينتقل الحمض بسهولة إلى المناطق المختلفة عن طريق عنق الورقة ونسيج الساق ، ويصل معدل الانتقال والحركة لحمض الأبسيسيك على الأقل في نبات القطن إلى حوالي ٢٠ - ٣٠ م/ساعة . وينتقل الحمض على الأرجح في اللحاء والخشب ، كما أن حمض الأبسيسيك يمكن أن ينتقل كذلك من قنسوة الجذر root cap حيث يؤثر على استجابة الانتحاء الأرضي (لاحظ القسم الخاص بالأكسين والانتحاء الأرضي) . وكما سيناقد فيما بعد فإن مستوى حمض الأبسيسيك في النبات يتحكم فيه ظروف الإجهاد أو التوتر Stress ومن الواضح أن هذه الظروف تتعلق ببعض النشاطات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك كهرمون نباتي . وبعض الاستجابات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك يمكن ذكرها في الآتي : الكمون (السكون dormancy) ، وتثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان inhibition of bud growth and shoot formation ، وإثائية وإنبات البذور seed development and germination الانتحاء الأرضي geotropism ، وغلق الثغور Stomatal

Dormancy السكون

منذ بداية اكتشاف حمض الأبيسيك كمسبب ومُشجع لكمون البراعم bud dormancy في الأشجار ، توجهت أبحاث عديدة لتوفير الأدلة لدعم الفكرة القائلة بأن حمض الأبيسيك يعتبر هرمون الكمون النباتي dormancy phytohormone ، ولكن أظهرت غالبية الدراسات أن إضافة حمض الأبيسيك لمختلف أنواع الأشجار الخشبية لا يسبب أو يحفز الكمون (ارجع لمرجع 80) . كذلك لا توجد علاقة محددة بين التأقت الضوئي الحاث والدافع للكمون وبين زيادة مستوى حمض الأبيسيك في النبات ، وهذا يعنى أن مستوى حمض الأبيسيك لا يكون عالياً في النباتات التي تعرضت لفترة ضوئية مُجثّة للكمون (النهار القصير) وذلك بالمقارنة بالنباتات التي عُرضت للنهار الطويل . وعلى ذلك فإن الأدلة المدعمة لدفع واستمرار كمون البنور والبراعم لم تكن حاسمة . وكما أوضح والتون Walton (122) في استعراضه لهذا الموضوع أنه من الصعب فهم دور حمض الأبيسيك في عملية الكمون لأننا لم نفهم الأحداث البيوكيميائية المؤدية إلى حث أو دفع الكمون وإلى إزالته أو انعكاسه لذلك فإن دور حمض الأبيسيك في الكمون ما زال إلى وقتنا هذا جدل وخلاف كبير .

تنشيط نمو البراعم وتكوين الأغصان

Inhibition of Bud growth and Shoot Formation

اقترح توكر Tucker (115, 116, 117) أن حمض الأبيسيك يثبط نمو البراعم الجانبية في نباتات الطماطم . ولقد استعمل توكر Tucker أصناف من الطماطم تختلف في درجات السيادة القمية بها ، ولقد وجد أن الأصناف التي تتمتع بدرجة قوية من السيادة القمية قد احتوت على مستوى عالى من حمض الأبيسيك ، كذلك فالنباتات التي تُثبّط نمو براعمها بالمعاملة بالأشعة الحمراء البعيدة far- red light قد احتوت أيضاً على مستويات عالية من حمض الأبيسيك . وعلى النقيض من ذلك فإن الأصناف ذات السيادة القمية الضعيفة قد احتوت على مستويات منخفضة بدرجة واضحة من حمض الأبيسيك الداخلي endogenous ABA .

كما وجد توكر Tucker أن النباتات التي تحتوى على مستويات عالية من حمض الأبيسيك تحتوى أيضاً على مستويات عالية من النشاط الأوكسيني (IAA activity) . وتأسيساً على هذه النتائج فقد اقترح توكر Tucker (115, 116, 117) أن أندول حمض الخليك هو

المستول عن استمرار مستويات حمض الأبسيسيك مرتفعة بدرجة كافية لظهور السيادة القمية القوية ، والعكس يبدو صحيحاً بالنسبة لأصناف الطماطم الأخرى ، إلا أن العلاقة بين المستويات المرتفعة لأندول حمض الخليك IAA والمستويات المرتفعة لحمض الأبسيسيك في نباتات الطماطم ليست ظاهرة عامة *general phenomenon* ، بمعنى أن مستويات حمض الأبسيسيك لا تتغير دائماً عندما تنخفض مستويات إندول حمض الخليك ، ولا يمكننا القول الآن أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً عاماً أساسياً في ظاهرة السيادة القمية في جميع النباتات .

إنمائية وإنبات البذور Seed Development and Germination

أظهرت الأدلة أن حمض الأبسيسيك يبنى في الأجنة أثناء إنمائية البذور ، ويعتقد الباحثون أن زيادة مستوى حمض الأبسيسيك يكون بصفة أساسية نتيجة عملية التخليق من جديد *de novo synthesis* ، كما يمكن أن ينتقل حمض الأبسيسيك أو مولداته المنشقة له (precursors) من الأوراق إلى البذور ، حيث أظهرت تجارب الإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك المميز ذرياً (الموسوم) C-ABA على الأوراق يمكن أن يكشف بعد ذلك في البذور المتطورة إنمائياً *developing seeds* . وتبعاً لديور (21) Dure في استعراضه عن تكوين البذور (seed formation) والذي أوضح أن (ABA) في المبايض المتطورة إنمائياً يُثبط تكوين إنزيمات الإنبات في الجنين . لذلك فإنه يبدو أن ال ABA يلعب دوراً أساسياً في إنمائية تطور البذور عن طريق تثبيط « إنباتية الأجنة على النبات » "vivipary" أى ظاهرة الإنبات المبكر للبذور قبل النضج أو قبل تحرر وانتشار البذور من الثمار .

الإضافة الخارجية للـ ABA يثبط إنبات البذور حتى في وجود الجبريلينات والسيتوكينينات والمعروفة بتشجيعها القوى للإنبات . واقترح بعض العلماء أن ال ABA المضاف خارجياً للبذور المكتملة النمو (الناضجة) والغير كامنة *nondormant* ربما يثبط إنباتها عن طريق كبح عملية تخليق الإنزيمات الخاصة بالإنبات والموجهة من الأحماض النووية . وفي الواقع فإن ديور Dure قد اقترح أن ABA يثبط ترجمة *translation* حمض الريبونيوكلريك الرسول المتخصص (*specific m-RNA*) وعن هذا الطريق فإنه يعوق تخليق البروتين ، وهذه النظرية تحتاج إلى كمية كبيرة من التجارب حتى ولو كانت الدلائل المشابهة تفيد أن فعل أو عمل معظم الهرمونات النباتية الأخرى يتم عن طريق تفاعلها مع الأحماض النووية .

الانتحاء الأرضي Geotropism

تستجيب قنسوة الجنر إلى الضوء أو الجاذبية الأرضية^(١) عن طريق تخليق أو مراكمة مشبطات النمو (103, 28, 94, 16). ويعتقد العلماء حالياً أن المشبطات تنتج في الجزء السفلي من القنسوة كاستجابة للجاذبية ثم تنتقل في اتجاه قاعدة الجنر إلى منطقة الاستطالة حيث تثبط استطالة الخلايا في الجانب السفلي من الجنر ، ويترتب على هذا النمو المتباين والمتفاوت (differential growth) في الجنر (بسبب زيادة تركيز المشبطات على الجانب السفلي) ظاهرة الانتحاء الأرضي geotropism . ولقد أظهر العلماء حديثاً وجود الـ ABA في قنسوات جنور الذرة (Zea mays) . ويدل أن بناء الـ ABA في قنسوة الجنر يحتاج إلى توفر الضوء والجاذبية . هذا وحض الأبيسيك المنتج في قنسوة جنور الذرة ينتقل في اتجاه القاعدة basipetally حيث ينه ويسبب الاستجابة الموجبة للجاذبية (103) .

ولسوء الحظ توجد متناقضات وعدم وضوح في نتائج التجارب الماضية ، فنحن لا نستطيع أن نقرر بالتأكيد أن ABA هو المسئول عن الانتحاء الأرضي للجنور ، فتوجد مشبطات أخرى غير محققة الهوية في قنسوات الجنور ، ومن المحتمل أن تنتقل أيضاً في اتجاه القاعدة basipetally ، هذا فضلاً عن أن حمض الأبيسيك له تأثير مشبط قليل على المجموع الجنري . كما أن الفكرة الخاصة بأن الأوكسينات هي الوحيدة التي تتحكم في ظاهرة الانتحاء الأرضي geotropism تعتبر غير مناسبة لتوضيح هذه الظاهرة - ولا بد أن تكون هناك بعض المشاركة لحمض الأبيسيك ABA أو مشبطات أخرى .

غلق الثغور Stomatal Closing

من أهم الأدوار المعروفة جيداً والمهمة لحمض الأبيسيك هو دوره في غلق الثغور - وفعل حمض الأبيسيك الأساسى على الخلايا الحارسة guard cells يدل أنه تثبيط امتصاصها للبتواسيوم (الخلايا الحارسة) (96) وبعض المواد المعينة مثل التوكسين الفطرى فيوزيكوكسين Fusicoccin يتغلب على تأثير حمض الأبيسيك عن طريق تشجيع امتصاص

(١) بالطبع فإن استجابة قنسوة الجنر للضوء استجابة سالبة أما استجابتها للجاذبية فهي بالطبع استجابة

البوتاسيوم وتحرق البروتون . هذا ويبدو أن انسياب الذائبات *solutes* الأخرى يتأثر بحمض الأبسيسيك خلال عملية انغلاق الثغور - فمثلاً ينطلق حمض المالك مع البوتاسيوم من الخلايا الحارسة بمعدل أسرع وذلك في وجود حمض الأبسيسيك . وإحدى الأفكار التي تعمل تأثير حمض الأبسيسيك على فقد الخلايا الحارسة لامتلأها (*turgidity*) هو أن حمض الأبسيسيك يثبط تبادل H^+/K^+ ويشجع إرتشاح (تسرب) حمض المالك - هذا ونقص الذائبات النشطة أسموزياً بالطبع تجعل الخلايا الحارسة مرتخية *flaccid* ويحافظ على غلق فتحة الثغر . .

وأهمية أخرى لحمض المالك أنه ربما يشكل المصدر الأساسي للبروتونات اللازمة لعملية تبادل H^+/K^+ خلال فتح الثغور . ومن الواضح أنه إذا كان حمض الأبسيسيك يشجع إرتشاح (تسرب) حمض المالك ، فإن فقد مصدر البروتونات (أى حمض المالك) سيثجع عملية انغلاق الثغر . وعلى الرغم من أن CO_2 يبدو أنه يتفاعل مع حمض الأبسيسيك لتشجيع انغلاق الثغور ، لكننا لم نعرف أو ندرك بعد طبيعة هذا التفاعل حتى وقتنا هذا .

الإجهاد المائي وحمض الأبسيسيك Water Stress and ABA

يبدو أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً في النبات أثناء الإجهاد المائي وظروف الجفاف أو القحط *drought conditions* - ونحن نعرف أن ال ABA يشجع الانغلاق الثغري في العديد من النظم التجريبية (96, 97) . كذلك نحن نعرف أن حمض الأبسيسيك يتركز في نباتات البيئة المتوسطة أو الوسطية *mesophytes* والتي تعاني إجهاداً مائياً (أى تعاني من نقص الماء) ، وأن مستوى الحامض يقل عندما تصبح النباتات غير معرضة لهذا الإجهاد المائي لفترة طويلة . وتوجد حقيقة علمية تدل على أهمية حمض الأبسيسيك في النباتات التي تعاني من الإجهاد المائي وهي وجود الطفرة الذابلة *Wilty mutant* من نباتات الطماطم - ونباتات هذه الطفرة تبدو أنها تحتوي على مستوى منخفض جداً من حمض الأبسيسيك - وهذا المستوى لا يتغير إذا منع الماء . وميل هذه النباتات إلى أن تذبل *wilt* يقل بالإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك *exogenous application* ، ويعمل هذا الحامض مباشرة على الأجهزة الثغرية .

ومن الجدير بالذكر أن الدلائل التي توضح العامل أو العوامل التي تنبه وتشجع الزيادة في مستويات حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائي هي دلائل هزيلة وهمة - ولكن توجد بعض الملاحظات التي تدل على أن هناك نمط متوازي *parallel fashion* من ارتفاع

مستويات حمض الأيسيك كلما زادت سالبة الجهود المائية water potential - ولم يعرف بالضبط المنبه الصحيح (الجهد الأسموزى ، جهد الضغط) وميكانيكية تراكم حمض الأيسيك أثناء الإجهاد المائى .

وربما نسأل أنفسنا عن كيفية تنظيم مستويات حمض الأيسيك فى النباتات التى تعانى من الإجهاد أو التوتر (stress) والنباتات التى لا تعانى من ذلك - ولقد اقترح مانسفيلد وويلبورن وموريرا Mansfield, Welburn & Moreira (61, 62) وكذلك ميلبورو (68, 69) Milborrow إن حمض الأيسيك ABA ينتج فى البلاستيدات الخضراء ويظل فى أوراق النباتات التى لا تعانى من الإجهاد أو التوتر - وعندما يصبح النبات تحت ظروف الإجهاد أو التوتر Stress فإن نفاذية أغشية البلاستيدات لحمض الأيسيك تزداد وتسمح لهذا الهرمون أن يتحرك ويذهب إلى خلايا البشرة بما فى ذلك الخلايا الحارسة - ثم يعمل بعد ذلك على غلق الثغور .

وفقد حمض الأيسيك من البلاستيدات يشجع على التخليق البيولوجى الإضافى للهرمون ويستمر هذا التشجيع حتى يُسَفَف ويخفف الإجهاد المائى - وفى هذه الحالة تصبح أغشية البلاستيدات الخضراء غير منفذة لحمض الأيسيك ويظل وجوده محددًا داخل البلاستيدات الخضراء - ويوقف بناء حمض الأيسيك فى النهاية على الأرجح عن طريق عملية تثبيط ناتج التفاعل النهائى end product inhibition وعلى الرغم من هذه الاعتبارات التى تمثل نظرية جيدة - إلا أن كل خطوة قائمة بذاتها لم يتحقق منها بصفة قطعية ، ويجب إنجاز قدر كبير من الأبحاث على أيض حمض الأيسيك داخل وخارج البلاستيدات الخضراء . على الرغم من أن حمض الأيسيك يلعب دوراً مهماً فى حالات عديدة من الإجهاد المائى فى النباتات ، وفى بعض الأحيان يشترك هذا الحمض جزئياً فى ميكانيكية مقاومة الجفاف drought resistance ، وكما أشار والتون Walton (122) أن إيجاد سلالات نباتية تنتج مستويات عالية من حمض الأيسيك ربما تكون ذات أهمية عظمى فى تنمية المحاصيل فى المناطق القاحلة من العالم - ويجب أن نفهم أن نشاط حمض الأيسيك ليس الوسيلة الوحيدة التى تبديها النباتات فى مقاومة الجفاف وبدون شك فإن النباتات تملك وسائل أخرى فعالة فى مقاومة الجفاف

الأسئلة

- ٢٠ - ١ ناقش الظروف التي تخص اكتشاف وعزل : ٦ - فيورفيريل - أمينو - يورين
6-furfurylamino purine . ما هو الاسم الشائع لهذه المادة ؟ وهل هي تتعلق
بالزيتين أو بالسجامين syngamin ؟
- ٢٠ - ٢ ماذا يقوم به لبن جوز الهند كإداة مكملية ومضافة إلى مزارع أنسجة معينة ؟
- ٢٠ - ٣ أوصف الطرق الممكنة استخدامها لتقدير الأوكسينات والسيروكسينات
والجبريلينات في مستخلص الأنسجة النباتية .
- ٢٠ - ٤ هل وجود السيروكسينات يكون محددًا لبعض الأنواع النباتية معينة ؟ وضع ؟
- ٢٠ - ٥ في أى مكان من النبات يمكن أن نجد المستويات العالية من السيروكسينات ؟
- ٢٠ - ٦ لماذا تكون قواعد السيروكسينات الحرة أكثر فعالية من الريبوسيدات ribosides أو
الجلوكوسيدات glucosides ؟
- ٢٠ - ٧ دون العديد من الاختبارات الحيوية الخاصة بالسيروكسينات ، وما هو النشاط
الأساسي للسيروكسينات التي يظهرها كل اختبار حيوى من هذه الاختبارات ؟
- ٢٠ - ٨ أوصف ثمانية من الاستجابات النباتية التي تتأثر بالسيروكسينات .
- ٢٠ - ٩ أوصف العديد من الاستخدامات التجارية للسيروكسينات ؟
- ٢٠ - ١٠ كيف يمكن أن تؤثر السيروكسينات على تكوين البالوعات sinks (أى أماكن
الجذب) في النباتات ؟
- ٢٠ - ١١ وضع على الأقل خمسة أسباب تدعم الفكرة القائلة أن السيروكسينات تعمل من
خلال تفاعلها أو فعلها مع الأحماض النووية .
- ٢٠ - ١٢ هل تؤثر السيروكسينات على القوة الاختزالية للنباتات والتنفس ؟
- ٢٠ - ١٣ ما معنى الاصطلاحات التالية :
climateric - الأثيلين - إنبات هوائى - إنبات أرضى -
الخطاف العقيفي للسويقة الجنينية السفلى - قوس السويقة الجنينية العليا ؟
- ٢٠ - ١٤ ما هو دور الإثيلين في نمو البادرات وإنباتها ؟
- ٢٠ - ١٥ هل يلعب حمض الأبسيسيك دوراً كبيراً في تساقط الأوراق في معظم النباتات ؟
وضح .
- ٢٠ - ١٦ ما هي العلاقة بين الإثيلين والتأثيرات المشبطة للأوكسين على نمو الساق والجذر ؟

- ٢٠ - ١٧ تتبع مسلك التخليق البيولوجي الحيوى لتكوين الأيثلين من الميثرنين فى النباتات -
أين يعمل فى هذا المسلك كل من السيوكينات ، التجريح ، الإنضاج ، الظروف
اللاهوائية ؟
- ٢٠ - ١٨ اوصف الأبحاث المبكرة التى أدت إلى اكتشاف والتحقق النهائى من تركيب وهوية
حمض الأبسيسيك ؟
- ٢٠ - ١٩ أذكر بعض الاستجابات المستخدمة فى الاختبارات الحيوية المستعملة للكشف عن
حمض الأبسيسيك فى مستخلصات الأنسجة النباتية .
- ٢٠ - ٢٠ ما الذى تفعله المركبات التالية بصفة عامة : الست استبداليات الزيتين - حمض
الجبريليك - حمض الأبسيسيك - والكاروتينويدات ؟
- ٢٠ - ٢١ اذكر أربع من الاشتراكات الهامة لحمض الأبسيسيك فى نمو النبات .
- ٢٠ - ٢٢ ما أهمية حمض الأبسيسيك فى الانتحاء الأرضى ؟
- ٢٠ - ٢٣ إشرح دور وأهمية حمض الأبسيسيك فى الإجهاد المائى .
- ٢٠ - ٢٤ لماذا تشجع ثمرة التفاح القطنية سرعة إنضاج باقى ثمار التفاح فى الصندوق ؟
- ٢٠ - ٢٥ وضع الميكانيكية المحتملة والتى لا بد أن تقود إلى تخليق حمض الأبسيسيك فى
النباتات الموضوعة تحت تأثير الإجهاد المائى .

قراءات مقترحة

- Abeles, F.B. 1973. *Ethylene in Plant Biology*. New York: Academic Press.
- Adams, D.O., and S.F. Yang. 1979. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 76:170-174.
- Audus, L.J. 1975. Geotropism in roots. In J.G. Torrey and D.T. Clarkson, eds., *The Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.
- Burrows, W.J. 1975. Mechanism of action of cytokinins. *Current Adv. Plant Sci.* 7:837-847.
- Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Absciscic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250-254.
- Juniper, B.E. 1976. Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:385-406.
- Leonard, N.J. 1974. Chemistry of the cytokinins. In V.C. Runeckles, E. Sondheimer, and D.C. Walton, eds., *The Chemistry and Biochemistry of Plant Hormones*, vol. 7. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York: Academic Press.
- Lieberman, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:533-591.
- Pilet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Thomas, H., and J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:83-111.
- Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of absciscic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453-489.



التأقت الضوئى والفيوكروم^(١)

Photoperiodism and Phytochrome



(٢)
زهرة بنت القنصل (Euphorbia pulcherrima) - Poinsettia

W.R. Fortney, The Pennsylvania State University.

مهده من :

(١) الفيوكروم كلمة من مقطعين وهى تعنى الصبح الباقي وسوف نستمر في كتابتها الفيوكروم لما لهذه الكلمة من شيوخ عريقا .

(٢) نبات من عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae (وكلمة euphor-bia ما هى إلا اسم كلاسيكى قديم
(وكلمة pulcherrima) تعنى الجميلة الجذابة جداً .



لا بد أن نعلم أن الضوء يتحكم في نمو وإثمارية النبات ، وهذه من الملاحظات البديهية ، حيث يمكننا أن نوضح بسهولة عدم قدرة النبات على النمو في الظلام ، وهذه حقيقة تدل بما لا يدع مجالاً للشك أن الضوء أساسى للإثمارية أو للتركيب التشكلى للنبات *morphogenesis* . ومن المدهش حقاً أن حقيقة ضرورة الضوء للتركيب التشكلى للنبات لم تسجل إلا عام ١٧٧٩ عندما أثبت Ingenhousz أهمية الضوء في التمثيل الضوئى . منذ ذلك التاريخ والتقدم بطيء وثابت في التعرف على أن العديد من عمليات التحكم الضوئى *Light-controlled Processes* تنظم الشكل التركيبى للنبات . واليوم فإن التركيب التشكلى الضوئى *photomorphogenesis* ماهو إلا إصطلاح دارج في المؤلفات العلمية .

لا بد للنبات من إمتصاص الضوء قبل الإستجابة لهذا الضوء كما أنه لا بد من وجود نوعية معينة من المركبات «عادة صبغة» داخل النبات مستقبلة لإمتصاص الموجة «أو الموجات» الضوئية المسئولة عن هذه الإستجابة وفي العديد من الحالات فإن إمتصاص الضوء بواسطة المستقبل يسبب تنشيط هذا المستقبل ، والذي ينشأ عنها سلسلة تنابعة من التفاعلات الكيميائية التى تقود في النهاية إلى الإستجابة العامة للنبات ، وتعرف هذه المتابعات جميعها «بالعملية الضوء حيوية» *Photobiological Process* وقد درس العلماء العديد من العمليات الضوء حيوية التى تحدث في النبات ، وفي العديد من الحالات قد عزلوا ووصفوا كل مكون من مكونات هذه العمليات . ومن بين العمليات الضوء حيوية التى درست بالتفصيل التمثيل الضوئى - تمثيل الكلوروفيل - الإنبعاث الضوئى - التأكسد الضوئى - الإنسباط الورق *Leaf expansion* - تثبيط إستطالة الساق - التزهير - التأقت الضوئى .

« التأقت الضوئى » اصطلاح عام ليس له تعريف دقيق . وقد عرفناه على وجه العموم بأنه إستجابة النبات للعلاقة النسيجية لفترات طول الضوء والظلام المتعاقبة . وعلى الرغم من ذلك يمكننا تخوير هذا التعريف بطرق شتى . على سبيل المثال مدة فترة التعرض للإظلام أكثر أهمية في الإستجابة عن مدة فترة التعرض للضوء ، شدة ونوعية الضوء يمكنها تخوير صورة وقدرة هذه الإستجابة ، الكمية الكلية المستقبلية من الضوء لها تأثير مؤثر على هذه الإستجابة . كذلك مدة التعرض التتابعية «الضوء والظلام» لها أهميتها العظمى في إبتداء الإستجابة للفترة الضوئية ، وهذه من الأمور المسلم بها الآن . على ضوء ما تقدم أى إستجابة للنبات لفترة تعرض وتعاقب كل من الضوء والظلام ربما تسمى الإستجابة للفترة الضوئية *Photoperiodic response* .

تستجيب النباتات لفترات التعاقب [الضوء والظلام] بطرق مختلفة ، فالتزهير والخضرى وإستطالة السلاسلات وإنبات البنور وتساقط الأوراق ماهى إلا أمثلة عن إستجابة النباتات للفترة الضوئية « بمعناها الشامل من تعاقب فترة الضوء مع فترة الإظلام » . ولما كان التزهير هو أول مظاهر الإستجابة للفترة الضوئية إكتشافاً وواحد من أكثر المظاهر التى أجرى عليها دراسات مكثفة ، لذلك فإن تناولنا بالشرح للتأقت الضوئى سيكون بإسهاب وتحليل لهذه الظاهرة ألا وهى التزهير .

التزهير Flowering

بالرغم من أن التأثير التحكمى للفترة الضوئية على التزهير قد لوحظ قبل القرن العشرين ، إلا أنه أول الملاحظات التجريبية الجيدة التى أكدت هذه المعلومة قد تمت خلال الأعوام الأولى من هذا القرن . فقد حاول تورنيوز (48) Tournois عام ١٩١٢ أن يشرح كيف أن القنب Hemp يزهو بشدة لو أنه زرع مبكراً فى الربيع ولكنه يظل فى الطور الخضرى لو أنه زرع فى آخر الربيع أو الصيف . وقد لاحظ تورنيوز أنه لو عرض القنب لفترة إضاءة قصيرة (ست ساعات) فإن القنب يزهو ، أما إذا تعرض لفترة إضاءة طويلة نسبياً فإنه سيظل فى حالة خضرية تماماً « أى لا يزهو » .

أجرى كليس (28) Klebs دراسة عن طبيعة تزهير السميرفيم *Sempervivum* عام ١٩١٣ وقد لاحظ أن التزهير يمكن أن يحفز بالإضاءة الصناعية فى منتصف الشتاء تحت ظروف الصوبة بالرغم من أن الوقت الطبيعى لتزهير هذا النبات هو شهر يونيو . وقد إستخلص كليس من هذه النتائج أن تزهير هذا النبات يحكم بواسطة طول فترة الإضاءة وهذا الضوء يعمل كعامل مساعد .

فى عام ١٩٢٠ ظهر أول تفسير واضح لتأثير التأقت الضوئى على التزهير بواسطة العالمين جارنر وألرد Garner and Allard (15) فقد لاحظا أولاً أن تزهير نبات فول الصويا صنف بيلوكسى Biloxi soybean (glycine max) يتم خلال شهرى سبتمبر وأكتوبر حتى ولو امتدت زراعته لأكثر من ثلاث أشهر فى مايو أو يونيو أو أغسطس (انظر جدول ٢١ - ١) . فقد لاحظا أن الفرق بين ميعادى الزراعة لشهرى مايو ويونيو والذى يقدر بتسعة وخمسون يوماً يقابله فقط إختلاف يقدر بأحدى عشر يوماً

(١) من نباتات المناطق الجافة من عائلة Crasulaceae قد يعرف باسم الزطريط عربياً وكلمة (Sembervi-vum) كلمة لاتينية تعنى الحى إلى الأبد live forever لذلك فقد يعرف عربياً أيضاً (خطأ) باسم الحى علم .

لتفتح أول زهرة (15) . عدد الأيام من الإنبات حتى التزهير والطول النهائي للنبات تتناقص باستمرار الموسم . وعلى ضوء ذلك فيمكن الاستدلال من تلك البيانات لقول الصويا على وجود ميكانيكية للتوقيت الموسمي Seasonal timing mechanism لهذا النبات .

جدول ٢١ - ١ تأثير تاريخ الإنبات على غزو وتزهير يلو كسي قبل الصويا . مصدرها بيانات W.W.Garner and

H.A.Allard. 1920.Effect of length of day on plant growth.J.Agr.Res.18:553.

عدد الأيام حتى التزهير	أقصى طول ، بالوصة ،	تاريخ فتح أول زهرة	تاريخ الإنبات
125	52	September 4	May 2
94	52	September 4	June 2
92	48	September 11	June 16
77	48	September 15	June 30
69	44	September 22	July 15
58	28	September 29	August 2
61	20	October 16	August 16

وقد استخدمنا نبات تجريبي آخر هو «طفرة الورقة الكبيرة للدخان» والمعروفة بـ «الخضري الغزير وطبيعة التزهير المتميزة» وهما صفتان مختلفتان جوهرياً عن نباتات الدخان العادية . تلك الطفرة المسماة «ماري لاند ماموس» Maryland Mammoth «أى طفرة ماريلاند الضخمة» ، لا تزهر في الحقل خلال أشهر الصيف ذى الفترة الضوئية الطويلة «اليوم الطويل» في بلتسفيل ، بماريلا ند . ومع ذلك عند إنباء هذه الطفرة في الصوبة تحت ظروف فترة إضاءة أقصر نسبياً شتاءً فلإنها تزهر بغزارة في منتصف شهر ديسمبر . في السنة التالية زرع المحربان بذور الطفرة والنباتات العادية «للمقارنة» فأظهرت تلك النباتات نفس السلوك السابق الإشارة إليه عند إعادة التجربة ، حيث ظلت الطفرة في حالة خضرية في الحقل أشهر الصيف ، ولكنها أزهرت عند وضعها في الصوبة خلال الشتاء تحت ظروف اليوم القصير نسبياً لشهر ديسمبر «يقع أقصر النهار طولاً خلال شهر ديسمبر في نصف الكرة الشمالى» .

بعد ذلك أخضع المحربان نباتات طفرة الدخان هذه لظروف نهار قصير خلال الصيف بوضعها في الظلام بعد تعريضها لفترة نهار مساوية ليوم الشتاء فقد أزهرت تلك النباتات خلال الصيف . بعد إستبعاد تلك العوامل البيئية الأخرى مثل درجات الحرارة والتغذية وشدة الإضاءة وهكذا توصل كل من جارنر وآلارد أن طول النهار « اليوم » يتحكم في التزهير . وقد أيد هذا الإستنتاج بالحقيقة التي ظهرت من أن نباتات هذه الطفرة تظل في حالة خضرية خلال أشهر الشتاء بإطالة طول اليوم بواسطة الإضاءة الصناعية ، وقد أطلق هذان العالمان « جارنر وآلارد » على إستجابة طفرة الدخان المسماة ماريلاندا ماموث إلى طول اليوم بظاهرة التأقت الضوئي Photoperiodism (أنظر شكل ٢١ - ١)



شكل ٢١ - ١ نباتات الدخان ماريلاندا ماموث أول النباتات التي ظهرت فيها ظاهرة التأقت الضوئي . على اليسار نبات في صوبة غير مضادة لأيام قصيرة ، وعلى اليمين نبات نامي في صوبة مضادة كهربياً لأيام طويلة .

مصطلحات Terminology

نتيجة لنتائج جارنر وآلارد فقد أطلقا مصطلحات أساسية لشرح إستجابة التزهير للفترة الضوئية ، فسمياً طفرة الدخان ماريلاندا ماموث « نبات النهار القصير 'Short-day Plant' » وذلك لسلوكها التزهيري فقط تحت ظروف اليوم القصير . وتختلف النباتات إختلافاً يبنياً في إستجابتها لطول اليوم . ففي بعض النباتات يستحث التزهير إذا طالت فترة الإضاءة اليومية . كما أن نباتات أخرى لا تُظهر أى إستجابة

وتزهر تحت ظروف اليوم الطويل والقصير أيضاً . ويظل البعض الآخر مُستجيباً لبعض الشيء بين فترة اليوم القصير والطويل . والتعريف هنا مبني على دورة تعاقب الليل والنهار خلال ٢٤ ساعة .

نباتات النهار^(١) القصير الزهرية Short-day flowering plants : تزهر هذه النباتات عندما يصل طول النهار إلى أقل من فترة حرجة معينة وتظل تلك النباتات في الحالة الخضرية « أى لاتزهر » إذا ما تعرضت لطول نهار أكبر من تلك الفترة الحرجة . ويختلف طول تلك الفترة المسماة بطول النهار الحرج « Critical day Length » باختلاف الأنواع النباتية . ومن أمثلة نباتات النهار القصير الزهرية الدخان (Nicotiana tobacum) و Maryland Mammoth والشبيط (Xanthium pennsylvanicum) cocklebur ، وفول الصويا (Glycine max Bilox Soybean) .

نباتات النهار الطويل الزهرية Long-day flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد تعرضها لطول فترة نهار أطول من فترة حرجة . ويختلف طول تلك الفترة الحرجة من طول النهار من نوع نباتي إلى آخر . ومن أمثلة نباتات النهار الطويل الزهرية السبانخ (Spinacea oleracea Spinach)^(٢) ، وبنجر السكر (Beta vulgaris) Sugar beet ، والسكران الأسود « اهنيان »^(٣) (Hyoscyamus niger) black henbane .

النباتات الزهرية المحايدة لطول النهار Day-neutral flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد فترة نمو خضري بصرف النظر عن طول الفترة الضوئية أى غير متأثرة بطول فترة ضوئية معينة . ومن أمثلة تلك النباتات الطماطم (Lycopersicum esculentum) tomato وشب الليل (Mirabilis (Four-O'clock)^(٤) وأصناف معينة من البسلة (Pisum sativum) Peas .

ومن الجدير بالذكر أنه من النادر نسبياً أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة إضاءة طويلة ويعقبها فترة قصيرة لكي تزهر كما يوجد القليل من النباتات أيضاً والتي تحتاج إلى التعرض

(١) المقصود بكلمة day هذه هو النهار وليس اليوم المكون من ٢٤ ساعة لذلك وجب التوضيح .

(٢) يكتب اسم الجنس spinacia L. وليس كما ورد في النسخة الانجليزية spinacea وهذه الكلمة لاتينية تعني الشوكية نسبة إلى الثمرة الشوكية الملمس أما كلمة oleracea فهي تعني العشب الذي يطهى .

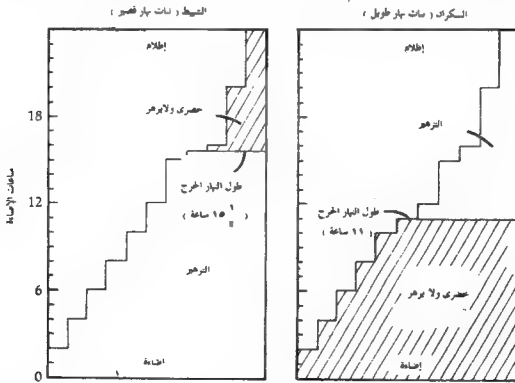
(٣) من نباتات العائلة الباذنجانية السامة وله استخدامات طبية وينمو في بعض الصحارى العربية بأنواع مختلفة .

(٤) لقد يكتب اسم الجنس Lycoper- vicon وهي كلمة لاتينية تعني غوخ الذئب ، ربما نظراً لوجود بعض السمية - أما كلمة esculentum فهي تعني المأكولة edible .

(٥) يتبع هذا النبات نباتات عائلة الساعة الرابعة Nyctaginaceae Four- o'clock وكلمة Mirabilis كلمة لاتينية تعني الديق wonderful .

لفترة إضاءة قصيرة أولاً ويعقبها فترة إضاءة طويلة لكي تزهر . مثل تلك النباتات التي تحتاج إلى تعاقب نهار طويل ثم قصير أو تعاقب نهار قصير ثم طويل لكي تزهر ، لا تزهر إذا حفظت تحت ظروف فترة إضاءة قصيرة أو طويلة فقط ولا بد لها لكي تزهر أن تتعرض للتعايقين معاً .

لا بد أن ننوه هنا إلى أن التقسيم السابق شرحه مبني على أساس إمكان تزهر النباتات من عدمه عند تعرضها إلى فترة إضاءة أكبر من أو أقل من « طول فترة إضاءة حرجية » . ولا يعني ذلك التقسيم أن جميع نباتات النهار القصير تزهر تحت فترة إضاءة أقل من فترة ضوئية تشجع تزهر نباتات النهار الطويل . ولشرح هذه النقطة سوف نضرب هذا المثال بمقارنة نبات النهار القصير « الشيبط » مع نبات النهار الطويل « السكران » . فطول الإضاءة الحرجية للشيبط هو $15 \frac{1}{4}$ ساعة ويزهر إذا تعرض لفترة إضاءة أقل من تلك الفترة الحرجية ، أما السكران « فطول فترة الإضاءة الحرجية » هو ١١ ساعة وهو من نباتات النهار الطويل كما ذكرنا ويزهر عندما يتعرض لفترة إضاءة أعلى من تلك الفترة الحرجية . ومغذى هذه النقطة أن كل من الشيبط « نبات نهار قصير » والسكران « نبات نهار طويل » سوف يزهران معاً لو تعرضا لفترة إضاءة مقدارها « ١٣ ساعة » . والعامل المحدد ليس في عدد الساعات التي يتعرض لها لفترة الإضاءة ولكن متى يزهر



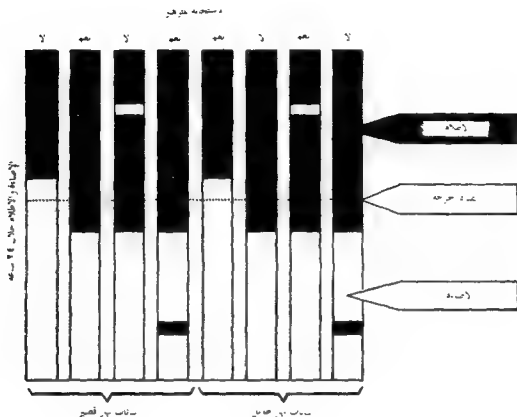
الأيام .

شكل ٢٩ - ٢ العلاقة بين نبات نهار قصير ونبات نهار طويل إلى طول النهار الحرج . كلا النباتين ينموان حتماً إلى جانب عند ١٣ ساعة من الإضاءة يومياً ويزهران والعامل المحدد هو طول فترة النهار الحرجية .

أهمية فترة الظلام Importance of Dark Period

يتعاقب على النباتات دائرياً كل من الضوء والإظلام تحت الظروف الطبيعية خلال الأربع والعشرين ساعة . وقد إستخدم الباحثون الأوائل في دراساتهم عن التأقت الضوئي هذا التعاقب الدائري الطبيعي للأربع والعشرين ساعة أى أنهم غيروا صناعياً طول كل من فترة الإضاءة والإظلام لهذا التعاقب الطبيعي . ثم مالبت أن وجد الباحثون أن بإمكانهم إحداث تغيير في القيمة الكلية لهذا التعاقب صناعياً ، فعلى سبيل المثال إتباع تعاقب مقداره ٨ ساعات فترة إضاءة يليه ٨ ساعات فترة إظلام أى أنهم غيروا من القيمة الكلية للتعاقب الطبيعي وهو ٢٤ ساعة إلى تعاقب دائري صناعى مقداره الكلى ست عشرة ساعة (٨ + ٨) ، أو إستخدام تعاقب صناعى مقداره ١٦ ساعة إضاءة يعقبه دائرياً ١٦ ساعة إظلام ويكون المقدار الكلى لهذا التعاقب الدائري الصناعى ٣٢ ساعة « ١٦ + ١٦ » . عند وضع وتعريض نباتات النهار الطويل والقصير الزهرية إلى تعاقب دائري خلاف التعاقب الطبيعي قد أثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن التزهير فى كل من نباتات النهار القصير والطويل تتأثر استجابيته لطول فترة الإظلام عن تلك لفترة الإضاءة . وبمعنى آخر وعلى ضوء ماتقدم فإن نباتات النهار القصير تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أكبر من فترة حرجة ، أما نباتات النهار الطويل فإنها تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أقل من فترة حرجة . على سبيل المثال فقد لاحظ الباحثون بعد الأبحاث الأولى لجانر وآلارد أن النبات لا يزهر بالرغم من تعرضه للدورة الضوئية الإستثنائية الصحيحة بكسر فترة إظلامه المستمرة بواسطة فترة ضوئية قصيرة (أو الكسر بالضوء) (أنظر شكل ٢١ - ٣) . بينما كسر فترة الإضاءة بفترة إظلام قصيرة فلها تأثير ضئيل جداً (١٧) . مثل هذه النتائج تبين أن التزهير يكون أكثر إستجابية لفترة الإظلام المتصلة عن فترة الإضاءة المتصلة « دون أى كسر فى إستمرارية الطول الكلى لفترة الإظلام » .

وقد أعطت نتائج هامنر (16) Hamner تأكيدات أكثر إلى حقيقة أن فترة الظلام هى الجزء الحرج للدورة تعاقب الضوء والظلام . فقد وجد (هامنر) بإستخدام بيلوكسى فول الصويا أن التزهير لا يمكن إستحثائه مالم تستقبل النباتات فترة إظلام أكثر من عشرة ساعات متصلة . والآن فقد عرفنا أن طول فترة الإظلام أكثر أهمية لتشجيع التزهير إلا أن فترة الإضاءة لها تأثير كمى على التزهير .



شكل ٢١ - ٣ أهمية فترة الظلام على التزهير في نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل .

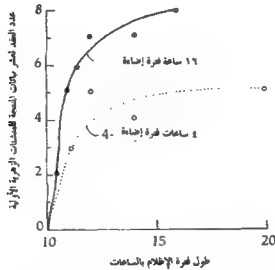
أهمية فترة الإضاءة Important of Photoperiod

بينما طول فترة الظلام تحدد إنشائية المنشآت الزهرية الأولية initiation of floral primordia ، إلا أن طول الفترة الضوئية يؤثر في عدد تلك المنشآت الأولية المنشقة (16) . الإستجابية المثل ليلوكسى فول الصويا وجدت في تعاقب ضوئى يحتوى على ١٦ ساعة من الإظلام يعقبها ١١ ساعة فترة ضوئية « المجموع الدائرى التعاقبى في هذه الحالة يساوى ٢٧ ساعة وهى بالطبع تعاقب دائرى غير طبعى » - « أنظر شكل ٢١ - ٤ » . وتعرض تلك النباتات لفترة ضوئية أكثر من ١١ ساعة إضاءة ينتج عنه عدد أقل من المنشآت الزهرية الأولية المتكشفة .

وكما هو واضح من شكل ٢١ - ٥ توجد إستجابية كمية لطول الفترة الضوئية فلا بد أن نأخذ في الاعتبار ولا بد أن نساأل هل شدة الإضاءة لها تأثير على عدد تلك المنشآت الزهرية الأولية المتكشفة؟ وإجابة هذا السؤال غاية في التعقيد . فقد يكون لشدة الإضاءة

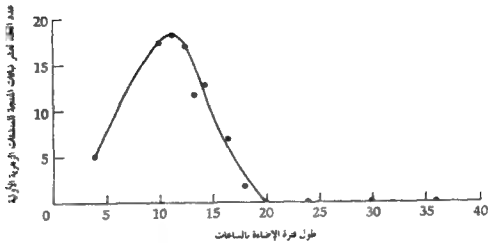
تأثير غير مباشر مثل التحكم في كمية السكريات المناسبة إلى المناطق المرستيمية والقادرة على تكوين المنشآت الزهرية الأولية . قد نجح تاكيموتو (45) Takimoto جزئياً في الحصول على أزهار في الظلام بإمداد النباتات بمحاليل سكرية . بالإضافة إلى ذلك فإن تأثير فترة الإضاءة يقل في غياب CO_2 (49) . من ذلك يتضح أن التأثير المشجع للإمداد الخارجى بالسكر و CO_2 يدل بالتحديد أن المركبات التي تنتج في عملية التمثيل الضوئى لها بعض التأثير على قابلية النبات للتزهير . بالإضافة إلى التأثير الغير مباشر خلال التمثيل الضوئى ، فشدة الإضاءة لابد أن تكون ذات أهمية مباشرة في تخليق بعض العوامل أو الهرمون الأساسى واللازم لتكوين الأزهار .

درس هامنر (16) Hamner التأثير الكمي للفترة الضوئية وشدة الإضاءة على المنشآت الزهرية الأولية ليلوكسى فول الصويا على التعاقب الضوئى الدائرى المحث «Photoinductive Cycle» . فقد وجد أنه في شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة/قدم لا تنتج أزهار . وأن زيادة شدة الإضاءة تسبب زيادة في عدد الأزهار المنتجة (أنظر شكل ٢١ - ٦) . ومن استخدام فترتي الإضاءة في التجربة المشروحة في شكل ٢١ - ٦ ، فإننا نرى أنه بإطالة فترة الإضاءة ينتج عدد أكبر من الأزهار .



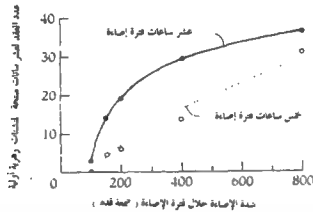
شكل ٢١ - ٤ العلاقة بين طول فترة الإظلام وإنشائية المنشآت الزهرية الأولية في يلوكسى فول الصويا . أعد

طبها عن :



شكل ٢١ - ٥ العلاقة بين طول فترة الإضاءة وإنشائية المنشآت الزهرية الأولية ليلوكسى فول الصويا . فترة الظلام في جميع المعاملات ١٦ ساعة . أعيد طبعها عن :

Botanical Gazette 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press.
Copyright 1940 The University of Chicago Press.



شكل ٢١ - ٦ التأثير الكمي لفترة الإضاءة وشدة الإضاءة على إنشائية الأزهار ليلوكسى فول الصويا بالعاقب الضوئي الدائري الخث . لا تنتج أزهار مع شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة قدم ، وإنتاج أزهار أكثر بزيادة طول الفترة الضوئية . أعيد طبعها عن :

Botanical Gazette 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press. (copy-right 1940 The University of Chicago Press.

الدورات التعاقبية الضوء محثة Photoinductive Cycles

كان إهتمام الباحثين الأوائل الدارسين للعلاقة بين التأقت الضوئي والتزهير ينصب أكثر على دراسة عدد وصفات الأزهار الناتجة عن دراسة الوقت اللازم للنبات لكي

يتعرض إلى عدد من الدورات التعاقبية الضوء محثة للإزهار لكي تتكشف المنشئات الزهرية . ومع ذلك فعدد الدورات اللازمة لتشجيع التزهير تختلف بشدة بين مختلف الأنواع النباتية ، فعلى سبيل المثال يحتاج الشبيط إلى دورة تعاقبية ضوء محثة واحدة فقط لكي تتكون المنشئات الزهرية . وعلى النقيض فإن السلفيا (*Salvia occidentalis*) (نبات نهار قصير) تحتاج على الأقل إلى ١٧ دورة ضوء محثة لكي تزهر (49) ، أما البلاتاناجو (*Plantago lanceolata*) « نبات نهار طويل » يحتاج إلى التعرض لخمسة وعشرين دورة تعاقبية ضوء محثة للإستجابة القصوى تزهرياً (21) .

ولابد أن نذكر أن تكوين الأزهار بواسطة النبات مرتبط بالتأقت الضوئي . فمجرد أن يستقبل النبات الحد الأدنى من عدد الدورات التعاقبية الضوء محثة فسوف يزهر حتى ولو أعيد بعد ذلك إلى دورات تعاقبية غير محثة *noninductive cycles* .

ويلاحظ الإستحثاث الجزئي في نباتات النهار القصير . على سبيل المثال يحتاج نبات البلسم (*Impatiens balsamina*) ذو النهار القصير إلى ثلاث دورات ضوء إستحثاثية لإنشاء البراعم الزهرية ، ومع ذلك لكي تتكون الأزهار من تلك البراعم الزهرية فهو يحتاج إلى أكثر من ثمانى دورات ضوء إستحثاثية (29) .

وربما نحصل أيضاً على إستحثاث جزئي في نباتات النهار الطويل ، فنبات البلاتاناجو يحتاج إلى خمسة وعشرين دورة ضوء إستحثاثية لتكوين ١٠٠٪ نورات ، ولو أعطى النبات عشرة دورات ضوء إستحثاثية فقط ثم وضع تحت تأثير دورات غير إستحثاثية فإنه لايزهر ، ومع ذلك لو أعقب هذه الدورات غير الإستحثاثية إلى دورات إستحثاثية فإنه يحتاج إلى خمس عشرة دورة إستحثاثية فقط لكي ينتج ١٠٠٪ من النورات (21) . تكوين المنشئات الزهرية الأولية على النبات المائي المسمى بعدس الماء (*Lemna gibba*) (duckweed) يحتاج على الأقل إلى يوم واحد طويل ، إلا أنه يحتاج على الأقل إلى ست أيام طويلة لإنتاج أزهار ناضجة - يظهر أن الأيام الطويلة لازمة للمراحل المبكرة لإتمامية الأزهار في هذا النبات . (11) .

والخلاصة الوحيدة من تلك المناقشة تدل على أن بعض العوامل تدخل في إستجابة النبات للتزهير وتتراكم خلال الدورة الإستحثاثية ففي بعض النباتات « على سبيل المثال الشبيط » كمية كافية تتراكم بعد دورة واحدة فقط وتؤدي إلى تشجيع التزهير . أما النباتات الأخرى فهي تحتاج إلى أكثر من دورة إستحثاثية لكي يتراكم بها كمية كافية من عامل التزهير لكي تزهر . في نباتات النهار الطويل لا يظهر تأثير تعديل للدورة غير الإستحثاثية على

التعرض السابق للدورة الإستثنائية التي سبق للنبات أن تعرض لها ، إلا أنه في حالة نباتات النهار القصير فيظهر أن الدورة غير الإستثنائية لها تأثير تثبيطي على الدورات الإستثنائية التي سبق أن تعرض النبات لها . حيث سجل شواب (41) Schwabe هذا التأثير التثبيطي في العديد من نباتات النهار القصير بالتبادل بين دورات محثة وبعقبا أخرى غير محثة وقد استنتج من تلك الدراسة أن الدورة غير المحثة تثبط تأثير الدورة الذي سبق أن تعرض لها النبات .

الإدراك الحسي للفترة الضوئية المحفزة Perception of Photoperiodic Stimulus

تناولت الأبحاث المبكرة على التأقت الضوئي دراسة أى الأجزاء النباتية المستقبلية للفترة الضوئية المحفزة ، وقد كانت الأوراق والبراعم هى أكثر الأجزاء التى نالت معظم الإهتمام في هذا الشأن (بالطبع) .

أوضح نوت (29) Knott في عام ١٩٣٤ أن الأوراق في السباغ (من نباتات النهار الطويل) هى المستقبل للتأثير المحفز للفترة الضوئية . وقد أضاف إلى ذلك إفراضه أن شيئاً ما ينتج في الأوراق إستجابياً للتعرض للدورة الضوئية الإستثنائية ثم حيثذ ينتقل إلى القمة الطرفية مسبباً نشأة المنشآت الزهرية الأولية . ويظهر أن الأوراق هى الأعضاء المدركة للتأقت الضوئي المحث للتزهير . لوحظ في كثير من الحالات أن النبات يزهر حتى ولوتعرضت ورقة واحدة فقط منه للدورة الضوئية المحثة بينما كل الأوراق الأخرى من النبات تتعرض للدورة الغير محثة ، وتكون هذه الورقة كافية لإحداث هذا التأثير ، فعلى سبيل المثال ، لو أن ورقة فردية واحدة من نبات الشبيط عرضت لفترة إضاءة قصيرة بينما الأجزاء الأخرى من النبات عرضت لفترة إضاءة طويلة فإن الأزهار تتكون (17,33) .

وقد لاحظ الباحثون أن تطعيم أوراق محثة ضوئياً من نبات إلى نبات آخر غير محث ضوئياً فإن هذا التطعيم يسبب تزهير النباتات المستقبلية لتلك الأوراق (18,35) . فقد قام الباحثون بنزع أوراق النباتات المستقبلية قبل عملية التطعيم وذلك لإزالة أى تأثير للأوراق الغير محثة .

يظهر أنه لابد من وجود الحد الأدنى من الأنسجة الورقية لإحداث التزهير تلك الأنسجة ضرورية لإستقبال الفترة الضوئية المحثة (1,25) . الطور الإنمائي للورقة مهم أيضاً للحساسية للفترة الضوئية المحثة ، فعلى سبيل المثال النضج الجزئي لأوراق الشبيط يجعله أقل حساسية بكثير للفترة الضوئية المحثة (27) .

ومن المدهش حقاً أن الأوراق الناضجة تماماً تبدو أنها قادرة على تعادل التأثير المشجع للتهجير الناشئ عن التعرض لفترة التعرض المحفزة ، فلو طعمت ورقة أو فرع بحث ضوئياً فالأوراق الناضجة على النبات المستقبل تضاد التقدم نحو الإستجابية التزهيرية وإزالة تلك الأوراق الناضجة من النبات المستقبل يوقف هذا التضاد .

نوعية الضوء والتأقت الضوئي *Light Quality and Photoperiodism*

لا بد للضوء أن يمتص حتى يحدث تأثيره . عملياً كانت جميع الأبحاث المبكرة على التأقت الضوئي تعنى بتأثير الضوء الأبيض على التزهير - أى التأثير المركب لجميع الأطوال الموجية للطيف المرئي . لذلك فقد أصبح من المألوف عملياً في أبحاث التفاعلات الضوئية الحيوية إيجاد الطول موجيات التي لها التأثير الأكبر على تلك التفاعلات ، وبمعنى آخر إبراز الفعل الطيفي (action spectrum) على العملية . وفي هذا الخصوص يمكن للعلماء مقارنة الطيف الممتص لمركبات معروفة في النبات مع الفعل الطيفي للعمليات الضوء بيولوجية تحت البحث . فلو أن الطيف الممتص لمركب نباتي مستخلص متشابه تماماً مع الفعل الطيفي لهذه العملية فهذا يعني بالتأكيد القوى على إشتراك هذا المركب في تلك العملية . ومن المنطقي أن المستقبل الضوئي ينشئ تلك العملية الحيوية .

وقد لاحظنا عمل مماثل لهذا النوع عند دراستنا للتمثيل الضوئي وتحلل الأوكسين فقد لاحظنا في التمثيل الضوئي أن الطول موجيات الأكثر تأثيراً قد وجدت في المنطقة الزرقاء والحمراء من الطيف المرئي . ويمتص الكلوروفيل في تلك المنطقتين معظم تلك الموجات . وقد عرفنا أيضاً أن الطيف الفعال في إغناء غمد الريشة للشوفان Oat مشابه تماماً للطيف الممتص بواسطة الريبوفلافين riboflavin لذلك فمن المتوقع أن يكون الريبوفلافين هو المستقبل الضوئي في تحلل الأوكسين .

وقد تناولت مجموعة من الباحثين وعلى رأسهم بورثويك وهندريكس Borthwick and Hendricks (3,5,19) بالبحث موضوع فعل الطيفيات action spectra ، وانصب إهتمامهم في تحديد الفعل الطيفي المنبسط للكسر الضوئي لفترة الظلام « بالطبع لنباتات النهار القصير الزهرية » فقد حصل باركر وزملائه Parker and Colleagues (37) على أول فعل طيفي يتحكم في التزهير لنباتات النهار القصير وهما الشيبط ويوكس فول الصويا . ثم أعقب ذلك قياس العديد من الأفعال الطيفية لكلا مجموعتي نباتات النهار القصير والنهار الطويل ، وقد أظهر أن جميع هذه الأطياف واحدة ، لذلك فقد إقترح أن

المستقبل للطول الموجي للضوء المؤثر في التأقت الضوئي هو مستقبل عام واحد في النباتات على إختلاف ضروبها من حيث الحساسية الإستجابية لطول النهار .

وكما ذكر من قبل ، لو أن الليل الطويل للدورة التعاقبية الحثية للشبيط قد كُسر بمض Flash ضوئي « كسر ضوئي لإستمرارية الليل الباقي » ، فلا يزهر هذا النبات . الفعل الطيفي المؤثر من مختلف الأطوال الموجية يدل على أن الطول الموجي الأكثر تأثيراً للشبيط على التزهير يقع ما بين ٦٢٠ و ٦٦٠ nm^(١) البرتقالي - الأحمر ، والحد الأقصى لهذا الفعل يقع عند حوالي ٦٤٠ nm ، لذلك فإن الضوء الأحمر يعتبر أكثر الإشعاع الضوئي تأثيراً في تفاعل « الكسر الضوئي » .

عند إستخدام الإشعاع الأحمر البعيد بمفرده لا يظهر تأثير « الكسر الضوئي » ، حيث أنه لا يكسر الليل الطويل إلى إثنين من الليل القصير « كما يفعل الضوء الأحمر » . ومع أن هذا الكشف جاء أولاً على يد بورثويك Borthwick وزملائه (4) ثم بعد ذلك على يد داونز (14) Downs على أن الأحمر البعيد قادر على أن يعاكس تأثير الكسر الضوئي للضوء الأحمر ، فلو أن ومض قصير من الضوء الأحمر البعيد يعقب ومض قصير من الضوء الأحمر في منتصف الليل الطويل للدورة التعاقبية الضوء حثية لنباتات النهار القصير قد حدث فإن تلك النباتات تزهر « وكأنها لم تتعرض للومض الطيفي الأحمر » . ولو أن الإشعاع الأحمر البعيد يعقب بالضوء الأحمر فالتزهير يشط . وبمعنى آخر فإن الإشعاع المستخدم أخيراً هو الذي يحدد إستجابية النبات (أنظر جدول ٢١ - ٢) .

جدول ٢١ - ٢ : تأثير الإعاقفة اليومية لفترة الظلام بالعديد من التعاقبات الإشعاعية بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) على تكوين الإزهار في الشبيط وفول الصويا .

مصدره عن : R.J.Downs 1956. Photoreversibility of flower initiation. Plant Physiol. 31 : 279.

المطابقة	معدل حالة الإكمام	
	الزهرية للشبيط	في فول الصويا
Dark control	6.0	4.0
R	0.0	0.0
R, FR	5.6	1.6
R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR	4.2	1.0
R, FR, R, FR, R	0.0	—
R, FR, R, FR, R, FR	2.4	0.6
R, FR, R, FR, R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	0.6	0.0

(1) nm = nanometer = 1/1000 of micron or 1/million of a millimeter

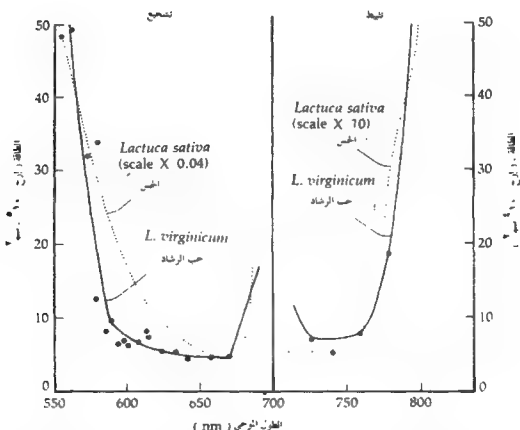
نوعية الضوء وإنبات البذور Light Quality and Seed Germination

دعنا بإختصار نستعرض بعض الأبحاث المبكرة عن تأثير الضوء على إنبات بذور الخس والتي تزيدنا تفهماً للتأقت الضوئي والمستقبل الضوئي . أوضحت تجارب هندركس وبورثويك Hendricks, Borthwick وزملائهما (6) أن نظاماً صبغيًا يشترك في إنبات بعض بذور الخس [Lettuce, (*Lactuca sativa*) - variety Grand Rapids] - وحب الرشاد الفرجيني (*Lepidium virginicum*) . وفي تلك الدراسات سمح هؤلاء الباحثون للبذور بتشرب الماء في الظلام ، ثم تم تعريضها بعد ذلك لمختلف الأطوال الموجية الضوئية ، ثم وضعت تلك البذور في الظلام ، ثم قدرت بعد ذلك كمية الإنبات .

وبالرغم من أن معظم الأبحاث الأولى على التأقت الضوئي قد شملت استخدام الضوء الأبيض أو بمعنى دقيق تأثير الخليط المركب لجميع الأطوال الموجية للطيء المنظور ، إلا أن بورثويك وهندركس قد إستخدما أسلوباً فنياً متميزاً لإيجاد أكثر طول الموجات فاعلية - أى أنهم إستخدما تأثير الفعل الطيئي . وفي هذا الشأن قد حصلنا على نتائج تدل على أنه عند تعريض البذور الحساسة للضوء للطيء الأحمر (660 nm) فإن تلك البذور تثبت ، كما أظهرت نتائجهما أيضاً أنه بتعريض تلك البذور للضوء الأحمر البعيد (730 nm) الذى يعطى مباشرة بعد التعرض للضوء الأحمر فإن الإنبات يثبط (أنظر شكل ٢١ - ٧) ، وعندما عاملا البذرة بعد ذلك بالضوء الأحمر فإن الإنبات يشجع . تلك النتائج التى ترجع إلى أبحاث العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما تدل على أن هناك نظاماً فعالاً انعكاسى التركيب فى بذور الخس بعد تشرب البذرة للماء ، والمعاملة الضوئية الأخيرة تحدد إستجابة البذور (أنظر جدول ٢١ - ٣) .

التأثير الإنعكاسى Reversible effect : أول من إكتشف حقيقة التشجيع وتثبيط الإنعكاس للإنبات بواسطة الإشعاع الأحمر والأحمر البعيد هو العالم بورثويك وزملاؤه (6) . وكما سنشرح فيما بعد فإن النظام الأحمر/ الأحمر البعيد النشط فى بذور الخس مشابه وتحت كل الإحتمالات هو نفس النظام الأحمر/ الأحمر البعيد لنظام الفيتوكروم « الصبغ النباتى » النشط فى تزهير بعض النباتات ، وانبساط أقراص أوراق الفاصوليا expansion of bean leaf disks ، والشحوب الاستطالي الظلامى etiolation ، وانبساط التقوس الريشى لبادرات الفاصوليا unfolding of plumular arch of bean seedlings .

العامل الزمني Time factor : للحصول على التأثير المعاكس الجيد للضوء الأحمر الممتد ، لابد أن يعقبه مباشرة التعريض للإشعاع الأحمر البعيد ، فلو تأخر التشعيع بالأحمر البعيد فإن تثبيط الإنبات يكون أقل وضوحاً . فقد وجد توول Toole وزملاؤه (47) أن بنور الخس تفشل في إستجابتها للإشعاع بالأحمر البعيد بعد ١٢ ساعة من تعرضها للضوء الأحمر . ففي ذلك الوقت « خلال الأثنى عشرة ساعة » تحدث العمليات التي تؤدي إلى الإنبات ومن المستحيل إحداث الإنعكاس المؤثر .



شكل ٢١ - ٧ فعل الأطياف لتشجيع وتثبيط إنبات بنور حب الرشاد القرجيني والخس إلى ٧٥٠ . عن : E.H. Toole et al., eds. 1959. «Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals.» American Association for the Advancement of Science 55:89. Westview Press. Copyright 1959 by the American Association for the Advancement of Science.

جدول ٢١ - ٣ تشجيع وتثبيط الإنبات بواسطة الشمع بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) تم تشجيع البذور عند ٢٠ م ثم تركت للإنبات عند درجة ٢٠ م . لاحظ التأثير الإنمساكي لكل معاملة على الأخرى .

الشمع	الإنبات عند ٢٠ م (%)
R	70
R, FR	6
R, FR, R	74
R, FR, R, FR	6
R, FR, R, FR, R	76
R, FR, R, FR, R, FR	7
R, FR, R, FR, R, FR, R	81
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	7

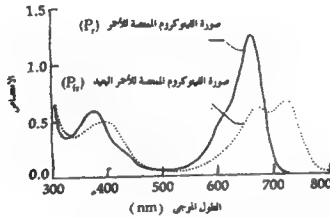
مصدره

Reprinted from "Action of Light on Lettuce-Seed Germination" by H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole, Botanical Gazette 115:102 by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1954 The University of Chicago Press.

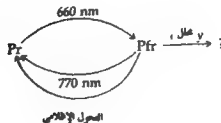
الفيتوكروم « الصبغ النباتي » Phytochrome

أدت الأبحاث المبكرة لجانر وآلرد إلى إكتشاف وفصل ودراسة الكثير من صفات الصبغ المسئول عن إمتصاص الضوء والمشارك في ظاهرة التأقت الضوئي في النباتات . وقد أطلق كل من بورثويك وهندريك وزملاؤهما فيما بعد على هذه الصبغة بالفيتوكروم « وهي تعنى الصبغ النباتي » . والآن يوجد إتفاق عام أن الفيتوكروم هي الصبغة المشتركة في الإدراك الحسي الإستثنائي للتأقت الضوئي الذي يتحكم في التزهير ، وإنبات بذور الخس ، والعديد من الظواهر المورفولوجية الوراثية . من الواضح كما هو مبين من الإمتصاص الطيفي « أنظر شكل ٢١ - ٨ » أن الفيتوكروم يوجد في صورتين ، صورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر (Pr) ^(١) . وقد اعتبر الباحثون أن صورة Pfr هي الصورة النشطة الفعالة فسيولوجياً . والصورتان تتحولان فيما بينهما كيميائياً . بالإضافة إلى ذلك فقد وجد العلماء أن صورة Pfr تتحول ببطء إلى صورة Pr في الظلام أو تتحول إلى مركب غير معروف غير نشط (2) . التحول الإظلامي لصورة Pfr إلى صورة Pr يظهر أنها محصورة في ذوات الفلقتين (26) . باستخدام طريقة الومض الضوئي التحليلي والحرارة المنخفضة لا تستطيع مثل هذه

الطريقة أن تغطي صور تلك المركبات ذات العمر القصير ، أو المركبات الوسيطة بين Pr و Pfr . هذا الإكتشاف يرجع بالطبع أنه عندما تتحول صورة من الصبغة إلى صورة أخرى فالتكون النهائي الحادث يمر خلال وسطيات سريعة الزوال . وتوجد أيضاً كفاءة عالية جداً للكونتم في تحول Pr إلى Pfr والتي قد تكون سبب ملاحظة معدل أكبر لـ Pfr تحت الظروف الطبيعية للتأقت الضوئي . وتتحول صورة Pfr للفيتوكروم وهي غير ثابتة إلى ما يسمى بعملية التحلل . كما يستخدم الإصطلاح هنا لأنه يرجع إلى فقد التحول الضوئي فقط ولا يرجع إلى تحلل إتلافي حقيقي (26) . ومع ذلك تحت هذه الظروف لا يمكن إكتشاف الصبغة ، وهناك نقص في الفيتوكروم الكلي كما هو مقاس بواسطة الأسبكتروفوتوميتر التفاضلي ذو الموجتين Differential Two-Wave Spectrophotometer . لذلك لو وضعنا نبات تحت ظروف ضوء أحمر مستمر فإن مستوى الفيتوكروم في النبات يتناقص إلى أقل من كمية حرجة وتتحرك نحو تخليق جديد يؤدي إلى زيادة في الفيتوكروم في صورة Pr (38,39,40) . والنتيجة هي الإلتزان في النبات بين التخليق والتكسر للفيتوكروم .



شكل ٢١ - ٨ الإمتصاص الطيفي لمحول نقي من فيتوكروم الخوفان



التركيب الكيميائي Chemistry

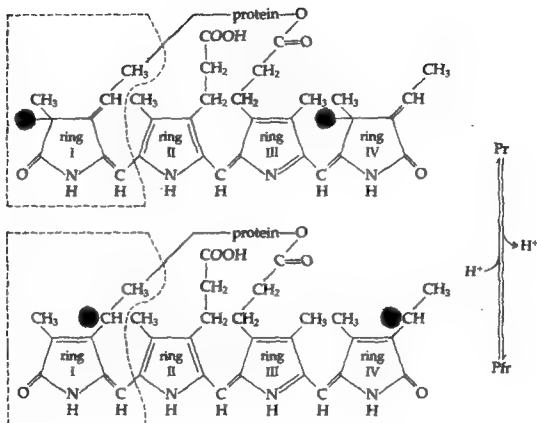
يرجع الفضل إلى كل من العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما في عزل وتنقية الفيتوكروم من مصادر نباتية مختلفة وقد أدى ذلك إلى إجلاء النقاب عن التركيب الكيميائي للفيتوكروم . وقد عزل الفيتوكروم أولاً من فلقات بادرات اللفت ذات الشحوب الاستطالي الظلامي etiolated (8) . ويعتبر العالمان سجلمان وفريير Siegelman and (43) Firer هما المسئولان عن تلك المستخلصات العالية للفيتوكروم والتي قادت إلى المزيد من النقاة وتحليل تركيب الفيتوكروم .

يعتبر الفيتوكروم بروتين ذا مجموعة صبغية Prosthetic group (جزء صبغي - ملون) (Pigment-Colored Portion) (أى بروتين صبغي Chromoprotein) والتي تشابه في التركيب الأساسي السلسلة المفتوحة للتترايپيرول كروموفور للصبغة الطحلبية ٦ فيكوسيانين 6-Open-Chain tetrapyrrole Chromophore of the algal pigment Phycocyanin أنظر شكل ٢١ - ٩ ومن المحتمل وجود مجموعة صبغية واحدة لكل جزء فيتوكروم ، والمجموعة الصبغية ترتبط بالبروتين عند الحلقة الثالثة . ومن المحتمل أن التحول الضوئي للصورتين Pr و Pfr يتضمن تغير إلكتروني في الحلقة الأولى مع احتمال إضافة أو فقد بروتون . والتحول التركيبي في البروتين ربما يرجع إلى التحول الإظلامي ومن المحتمل تحلله ، ولم تعرف حقيقة الوزن الجزيئي للبروتين ، ومع ذلك فإنه من المعتقد أن الوزن الجزيئي الأولي يقترب من ١٢٠٠٠٠ .

التحولات والاستجابات Conversions and Responses

لا بد من إعادة التأكيد على أن صورة الفيتوكروم النشطة هي Pfr ، أما صورة Pr فلا تعتبر نشطة ، وبالتالي عند تعريض بذور الخس المتشربة للماء والحساسة للضوء بالطيف الأحمر أو بالضوء الأبيض فإن صورة Pfr للفيتوكروم تتراكم وتتحول كيميائياً إلى مسئول عن الإنبات . إلا أنه عند المعاملة بالضوء الأحمر ثم يعقبها المعاملة بالضوء الأحمر البعيد فإن صورة Pfr تتحول إلى الصورة الغير نشطة Pr التي لا تؤدي إلى حدوث الإنبات .

أما بخصوص التعريض للضوء الأبيض خلال اليوم ، فإن صورة Pfr للفيتوكروم ربما تتراكم فوق مستوى حرج وتحدث تشجيع تزهر نباتات النهار الطويل ولكنها لا تشجع إزهار نباتات النهار القصير تحت هذا المستوى الأعلى من المستوى الحرج . والضوء الأبيض تحت



شكل ٢١ - ٩: التركيب المقترح للمجموعة الصبغية للفيكروم .

الظروف البيئية العادية له تأثير الضوء الأحمر وبالرغم من وجود موجات الضوء الأحمر البعيد . والسبب الرئيسي في تراكم Pfr في الضوء الأبيض هي الكفاءة العالية « كفاءة الكونتم » في التحول الفيتوكرومي إلى صورة Pfr عن تلك التحول الضوئي من صورة Pfr إلى صورة Pr .

ودور فترة الظلام في أنها تقدم الوقت للتحول الظلامي من صورة Pfr إلى صورة Pr تحت المستوى الحرج لصوره Pfr (أو النسبة بين Pfr إلى Pr) فإن نباتات النهار الطويل تظل في الحالة الخضرية « أي لا تزهر » . وبمعنى آخر فإن وجود Pfr في مستوى أقل من المستوى الحرج ، (مرة أخرى نسبة كل صورة إلى الصورة الأخرى) ربما يكون هاماً ، فسوف يشجع تزهر نباتات النهار القصير . ولا بد أن نضع في الاعتبار أن صورة Pfr لازمة لتزهر كل من نباتات النهار القصير والطويل أيضاً ، ولكن بعض الظروف الداخلية تتداخل بعض الشيء خلال فترة الإظلام الحرجة وتكون مسئولة عن المستويات المختلفة لصوره Pfr .

كسر فترة الإظلام بالضوء الأحمر سوف يسبب تحول Pr إلى صورة Pfr لذلك يثبط التزهير في نباتات النهار القصير ، ولو أن الضوء الأحمر يُعقب بالضوء الأحمر البعيد ، فإن تأثير الضوء الأحمر يزال .

التوزيع Distribution

أوضحت الدراسات العديدة أن الفيتوكروم يوجد في العديد من أصناف النباتات (7,22,42) ، وفي الحقيقة ربما يكون عاماً في النباتات الخضراء . فبالإضافة إلى عزله من تلك النباتات الخضراء مثل الدخان ، والشوفان ، والذرة والفاصوليا إلا أن الفيتوكروم قد عُزل أيضاً من طحلب (*Mestaenium*) ومن ذيل الحصانيات (*Sphaerocarpos* (46) والفيتوكروم ليس فقط واسع الانتشار في عالم النبات ولكنه أيضاً واسع الانتشار داخل النبات نفسه . وقد اكتشف الفيتوكروم في الجذور والسيقان والسويقات والفلقات وأغصان الريشة وأنصال الأوراق والأعناق والبراعم الخضرية والثمار النامية وتحت الزهور وفي الثورات (22) .

يعتقد العلماء أن الفعل الأولي التحت خلوى للفيتوكروم هو واحد من تلك التي تغير نفاذية الغشاء . كما اقترح أيضاً كل من بورثويك وهندريكس أن الاستجابة السريعة: للفيتوكروم تدل على أن الفيتوكروم يصاحب الأغشية . كما يعتقد أيضاً أن الفيتوكروم يصاحب البلاستيدات الأولية للنباتات الشاحبة ظلامياً (*etioplasts*) وأغشية البلاستيدات الخضراء والبلازمالما *Plasmalemma* « الغشاء البلازمي » . وفي الحقيقة فقد اقترح بعض العلماء أن فعل Pfr يعتمد على مصاحبه مع الأغشية وتغيره لهذه الأغشية بمجرد تكوين Pfr . فقد دلت الملاحظات العديدة أن Pfr يصاحب الأغشية ولكن دوره في هذا المستوى يحتاج إلى تجارب مستفيضة .

الفيتوكروم والاتزان الإيقاعي اليومي الداخلي الدائري .

Phytochrome and Endogenous Circadian Rhythms

في ظاهرة الفترة الضوئية فإن المستويات النسبية من الفيتوكروم تكون هامة كدليل على فترة الإظلام ، وبالرغم من ذلك فإن العديد من التجارب تدل على أن التحول الداخلي للفيتوكروم ماهو إلا جزء فقط من تجسيد لميكانيكية قياس الزمن في النبات وإحدى تلك النظريات العملية تدل بكيفية ما أن الفيتوكروم « خاصة مستوى Pfr » يعبر عن متى تحدث فترة الظلام التي تتفاعل مع الإيقاع الداخلي أو العمليات الدائرية النباتية . هذه

العمليات الإيقاعية المترتبة أو حفظ الوقت (الزمن) الدائري الخلوي إلى Pfr ما هو إلا تجسيد وانعكاس للساعة البيولوجية « الحيوية » biological clock .

العديد من العمليات مثل زيادة أو عجز المكونات الأيضية وانقسام الخلايا ، والتحرك ناحية الضوء Phototaxis والتألق الإشعاعي البيولوجي bioluminescence وفتح وقفل الثغور وتحرك الورقة والتمو تحدث جميعها بإيقاع دائري والتي تعكس تأقلم الكائنات للظروف البيئية الخارجية . هذه الإيقاعات الاتزانة الداخلية تعتمد أساساً على الدورة التقريبية عادة والتي تساوى من ٢٤ إلى ٢٦ ساعة لذلك فهي تسمى اليوم الداخلى endogenous Circadian « حوالى يوم أرضى » الإيقاعى الدائرى rhythms .

يمكننا بسهولة ملاحظة فعل العديد من الإيقاع اليومي الدائري والتي تحكم بالساعة البيولوجية . على سبيل المثال بعض النباتات التي تؤخذ من يثاتها الطبيعية الدائرية للضوء والحرارة سوف تستمر في إظهار الإستجابة الطبيعية الكيميائية والتغير التشكلى المورفولوجي تحت ظروف مخالفة تماماً للعوامل الدائرية الطبيعية التي كانت تعيش فيها وكما لو كانت تعيش تحت هذه الظروف الدائرية الطبيعية « للضوء والحرارة » وهذه المجموعة من النباتات قليلة جداً . إلا أنه عندما تعرض معظم الأنواع النباتية إلى مدى نظام متغير جديد لحث يئى « الضوء مثلاً » فإن الساعة البيولوجية ربما يعاد تركيبها أو تكيفها مع الوقت لكي تتوافق مع النمط البيئى الجديد . هذه العملية تسمى « بالقطر » entrainment ولها القدرة الإختيارية التفضيلية في الطبيعة وتدل على مرونة عملية ميكانيكية التأقت الزمنى . على سبيل المثال النظام الفيتوكرومى « بالأخص Pfr » له تأثير على نظام الساعة البيولوجية عند الزمن الذى فيه الساعة تكون على وجه الخصوص حساسة أو يمكن تعديله بسهولة . وكما أوضح بواسطة زيفرت Zeevaart (51) فإن تأثير مستوى Pfr على كل من نباتات النهار القصير والطويل يؤثر على الميكانيكية الزمنية من خلال فترة الظلام .

في التجارب التي أجريت على الرُمزام (Chenopodium^(١)) والإيوميا (Pharbitis^(٢)) (23,51) اكتشف العلماء أنه يلزم مستوى أعلى نسبياً من Pfr ، خاصة خلال التأقت الضوئى ، في الجزء الأول من فترة الظلام لكي يزهر نبات النهار القصير ، أما في الجزء الأكبر من فترة الظلام فلا بد أن يكون مستوى Pfr منخفض أو غائب . وبالعكس

(١) يتبع العائلة الرمامية Chenopodiaceae وينمو العديد من أنواعه في العالم العربى وله أسماء محلية عديدة chenopo-dium كلمة يونانية تعنى قدم الوزه goose-foot كصفة لبعض أوراق أنواعه .

(٢) هذا الجنس هو جنس (Ipomaea L.) وله أنواع عديدة جدا تنمو في العالم العربى وهو يتبع العائلة الملائقية Convolvulaceae وقد يعرف هذا الجنس عربياً باسم « ست الحسن » أو فنجذ الصباح .

فيبدو أن نباتات النهار الطويل تحتاج للاستمرار النسبي لوجود Pfr خلال فترة الظلام وبالأخص مستوى أعلى نسبياً خلال الجزء الأخير من فترة الظلام وذلك للتزهير الجيد . من المناقشة السابقة لا بد أن نفهم أن التحكم في التزهير في نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل لا ترجع ببساطة إلى التحول الداخلى لصبغة الفيتوكروم . بالإضافة إلى ذلك فكل من نباتات النهار الطويل ونباتات النهار القصير لها إيقاع داخلى للإحتفاظ بمستوى Pfr ، والتي تنظم إستقبال وتحويل وترجمة الإشارة الضوئية من البيئة إلى إشارة يوفسيو كيميائية أخرى ، مثل تخليق وتمثيل هرمونات التزهير . ونحن لا نستطيع في هذا المقام أن نغطي التجارب الواسعة التي أجريت والتي تناولت بالتعقيد تلك العملية الغامضة حتى الآن للساعة البيولوجية ، وعلى الطالب أن يطلع على تلك المقالات الممتازة وخاصة ماكتبه هلمان Hillman في هذا الموضوع (13,23,34,44) .

هرمونات التزهير والجبريلينات Gibberellins and Flowering Hormones

عندما نتمتع تلك الأبحاث المبكرة فلا بد أن نهتدى إلى الإعتقاد أن هناك عامل « أو عوامل » تزهيرية تنتج في الأوراق المحثة ضوئياً وتنتقل بسهولة نسبية إلى البراعم . إشتغل كاجلا كجان Cajlachjan في عام ١٩٣٦ على المنشآت الزهرية الأولية ، وقد أطلق (إصطلاح) فلوريجين florigen (أى عامل التزهير) على ذلك الهرمون التزهيري الذي لم يحدد ولكنه افترض وجوده في النباتات المستحث أوراقها ضوئياً .

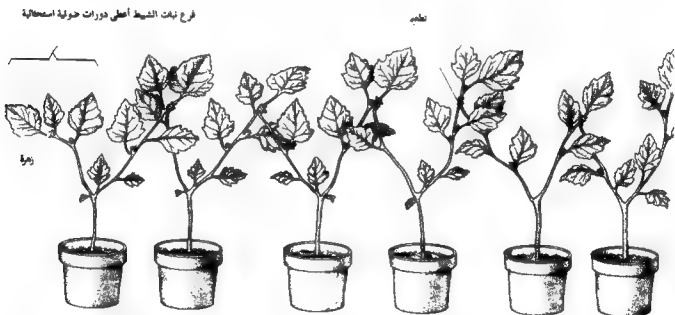
ومن التجارب المدهشة المؤكدة لوجود الفلوروجين والمبرهنة على يسر إنتقاله جاءت من تلك الملاحظات المبكرة على سلسلة تطعيم فرعين من نباتات الشبيط في سلسلة من النباتات (36) ، فلو أن الفرع الأخير من تلك السلسلة قد أعطى فترة الإستحثاث الضوئية فإن تعريض هذا الفرع فقط يسبب تزهير جميع النباتات تعاقبياً والتي تم تعريضها لفترات دائرية لإستحثائية (شكل ٢١ - ١٠) .

وأيضاً من التجارب المدهشة حقاً تلك التي قام بها زيفارت Zeevaart (50) والتي قام فيها بتطعيم نباتات نهار قصير على نباتات نهار طويل والعكس بالعكس .. عندما قام بتطعيم السليم (Sedum spectabile)^(١) « نبات نهار طويل » على نبات الكلانكوى

(١) يتبع هذا النبات عائلة الحى علم Crassulaceae وهو نبات عصارى وقد يعرف هذا النبات عربياً « بالحي علم » وكلمة «-dum هي كلمة لاتينية تعنى الرطب وهناك أنواع عديدة من هذا الجنس تنمو في الوطن العربي تحت أسماء دارجة عديدة أما كلمة spectabile فهي تعنى الذى يستحق المشاهدة أو الذى يسترعى النظر وهو ينمو بين الصخور .

(١) *Kalanchoe blossfeldiana* نبات نهار قصير ، فإن السديم يزهر تحت ظروف النهار القصير . وعندما قام بتطعيم نبات النهار القصير الكالانكوى على نبات السديم ذى النهار الطويل فإن الكالانكوى يزهر تحت ظروف النهار الطويل . وقد أوضحت أيضاً تجارب هدسون وهامنر (24) Hodson and Hamner أن مستخلصات الشبيط المزهر يمكنها إستحثاث التزهير في عدس الماء ، ولكن تلك المستخلصات من الشبيط لا يمكنها إحداث هذا الإستحثاث . وتدل تلك التجارب على أن الفلوريين ليس نوعاً معيناً لكل نوع نباتى على حدة أى أنه ربما يكون عام في التركيب أو على الأقل في الصفات بين الأنواع النباتية المختلفة ذات النهار الطويل والقصير معاً ، ولهذا السبب فمن المعتقد أن الفلوريين لابد أن يُعزل في يوم من الأيام وتحدد صفاته . والأهمية الاقتصادية لهذا الكشف المتوقع سوف تكون غير محدودة وواسعة جداً .

المرج نباتات الشبيط حطمت تحت ظروف حرجية غير استثنائية



شكل ٢٩ - ١٠: إنقزال هرمون التزهير . فرع واحد من نبات الشبيط ذو فرعين يطعم في سلسلة تعاقبية مع خمس نباتات أخرى من الشبيط . أعطى الفرع الأول فقط دورة ضوء إستثنائية بينما الأفرع الأخرى جميعها قد تعرضت لمورات ضوء غير إستثنائية . إلا أن جميع النباتات قد أزهرت .

(١) ينسب هذا النبات أيضاً عائلة الحى علم واسم الجنس *Kalan-choe* محرف عن اللغة الصينية - وهو من نباتات الزينة التى تزهر في الشتاء داخل المنازل وقد أدخله إلى الزراعة كبات زينة Robert Blossfeld ولذلك استمد اسم النوع من هذا الرجال وذلك من مدغشقر .

منذ تلك التجارب المبكرة وما تلاها من تجارب والفكرة السائدة أن الفيتوكروم هو المتفاعل الضوئي Photoreactor أى الوسيط المنتج للفلوريجين في الأوراق والذي ينتقل بالتالى إلى المرستيمات الخضرية وينشط تحويلها إلى مرستيمات زهرية . ونتيجة لهذا المفهوم فقد نشطت مجموعات من الباحثين في الخمسينات وأوائل الستينات من هذا القرن في محاولات لعزل وتحديد الفلوريجين . وبالرغم من أن جميع المحاولات قد فشلت حتى اليوم إلا أنه توجد بعض الدلائل على أن الفلوريجين لا بد أن يكون من مركبات أيزوبرينويد . أو من مشابهاة الإستيرولات Isoprenoid or Steroidlike . إلا أن الأبحاث التى قادت إلى هذا الإعتقاد لم تستكمل بعد على أى حال ، فعلى سبيل المثال أظهرت مستخلصات من عدس الماء (31) والشبيط (32) نشاط فلوريجينى ولكن لم ينتج عنها مركب محدد .

وحتى الآن في مناقشاتنا على التأقت الضوئي فقد تجاهلنا دور الجبريلينات في التزهير . وكما شرح في الفصل السابق من أن إضافة الجبريلين إلى معظم نباتات النهار الطويل يسبب تزهير تلك النباتات والتي وضعت تحت ظروف الدورات الاإستثنائية . وعلى الرغم من ذلك فإن الجبريلين لا يقترح ولا حتى يفترض أنه هرمون التزهير أو على الأقل لا يسبب التزهير مباشرة ، وهناك برهانين على ذلك . الحث الزهرى بطول النهار والإستحثاث الجبريلينى لنباتات النهار الطويل مختلفة . أولاً في نباتات النهار الطويل المستحثة ضوئياً فإن تكشف المنشآت الزهرية الأولية يحدث مباشرة مع إستطالة الساق « الشمراخ النورى » ، (12) ، أما الحث الجبريلينى للتزهير فإن الشمراخ النورى « الساق الحاملة للأزهار » والمعروفة باسم « الحنبوط bolting » تسبق في إستطالتها قبل ظهور أى منشآت زهرية أولية « أنظر 34 » ، لذلك فقد إستنتج أن الجبريلين يحفز النمو والتكشاف الذى يكمل احتياجات تكشف الأزهار وإتمامها . وقد أوضح كليلاند ونيفارت Cleland (12) and Zeevaart بالبرهان أن فكرة الحنبطة والتزهير عمليتان منفصلتان ولكن بعض الشيء متلازمتان . وباستخدام الأمو 1618 Amo كمثبط تثميل الجبريلين وجد أنه بالرغم من أن الحنبطة تثبط بالفترة الخفية لنبات النهار الطويل (Silene armeria) بينما الإزهار لا يثبط . لذلك فالإرتباط بين العمليتين ليس أساسياً للتزهير . وأيضاً الجبريلين لا يشجع التزهير في نباتات النهار القصير في الدورة غير الخفية .

قام كاجلاكجان (10) Cajlachjan بتقدير وقياس الكمية الفعلية لمستوى الجبريلين في

(١) يتبع هذا النبات العائلة القرنفلية Caryophyllaceae وكلمة (Silene L.) كلمة يونانية تعنى اللعاب Solivo نسبة إلى بعض خواص الساق والكأس . وتتمو بعض أنواعه في الوطن العربى تحت أسماء دارجة متعددة .

الدورات لكل من نباتات النهار القصير والطويل تمت تحت ظروف دورات ضوئية استثنائية وقد دلت نتائجها أن محتوى الجبرلين أعلى تحت ظروف النهار الطويل بصرف النظر على انتائية النبات المستخدم بالنسبة لطول فترة التأقت الضوئية .

أعلن كاجلا كجان Cakilachjan نظريته التي تفترض أن هناك ارتباط بين الجبرلين بهرمون التزهير في الاستجابة للفترة الضوئية للتزهير (9) . وقد اقترح أن هناك خطوتين تدخلان في عملية التزهير ، الأولى وسطية mediated بواسطة الجبرلين والثانية بواسطة واحد أو أكثر من عوامل التزهير تسمى الأنثيسينات anthesins والجبرلين والأنثيسينات تكون الفلوروجين الحقيقي . وطبقاً لاعتقاده ، فإن نباتات النهار الطويل تحت ظروف دورات غير إستثنائية تحتوي على كمية كافية من الأنثيسينات ولكن لا تحتوي على كمية كافية من الجبرلين . وهذه الحالة تنعكس في نباتات النهار القصير في الدورات الغير إستثنائية - فالجبرلين عالي أما الأنثيسينات فهي منخفضة . هذه النظرية تتماشى مع التشجيع التزهيري عندما يضاف الجبرلين إلى نباتات النهار الطويل في الدورات غير الاستثنائية ، كما أنها تتماشى مع التأثير المتبادل عندما يضاف الجبرلين إلى نباتات النهار القصير المعرضة لدورات غير إستثنائية . إلا أن هذه النظرية مازالت في حيز التأمل والتمعن وحتى تتاح الفرص التجريبية العميقة في المستقبل .

أسئلة

- ٢١ - ١ عرف الاصطلاحات التالية - المستقبل الضوئي Photoreceptor التأقت الضوئي Photoperiodism - الإستجابة للفترة الضوئية Photoperiodic response .
- ٢١ - ٢ إشرح المساحات الرئيسية لمعلوماتنا عن عمليات التحكم الطوئي التي أمدتها بها دراسات جارنر وآلارد Garner and Allard .
- ٢١ - ٣ تبين لنا أن نباتات النهار الطويل الزهرية من الأفضل والأسلم أن تسمى بنباتات الليل القصير الزهرية . لماذا؟
- ٢١ - ٤ ماهي أهمية فترة الإظلام للتزهير؟ وهل الفترة الضوئية هامة أم لا ؟
- ٢١ - ٥ إشرح بعض الملاحظات المبكرة التي قادت إلى إكتشاف وعزل الفيتوكروم .
- ٢١ - ٦ إشرح العمل الفعلي للضوء والظلام على إنبات بذور الخس ، وما هو دور الفيتوكروم ؟ وأى صورة النشطة فسيولوجياً تكون ؟ وما هي الإستجابة لنقص صورة Pfr خلال العرض للإظلام ؟
- ٢١ - ٧ لماذا تؤدي إستمرارية الضوء الأحمر إلى نقص مسعى الفيتوكروم في نباتات الشجوب الظلامي الاستطالي ؟
- ٢١ - ٨ إشرح الدور المحتمل للترايبيرول كروموفور Tetrapyrrole Chromophore والبروتين لجزيء الفيتوكروم .
- ٢١ - ٩ ما هي العلاقة بين طول النهار الحرج في النبات وحالة صبغة الفيتوكروم ؟
- ٢١ - ١٠ عدد مع الشرح الإستجابيات المورفولوجية والتي تخضع لتحكم الفيتوكروم - وهل يستطيع تفاعل أولى للفيتوكروم أن يؤثر في الإستجابيات المتأينة التي ترجع إلى الصبغة ؟
- ٢١ - ١١ اشرح الاصطلاحات التالية ، الاتزان الإيقاعي اليومي Circadian rhythm (القطر) ، entrainment ، الساعة البيولوجية biological clock .
- ٢١ - ١٢ اشرح الأفكار التي أمدتها لإستيضاح كل من التنظيم المتحكم في التزهير بواسطة الفيتوكروم والفلوريجين . وخص الجبريليك .
- ٢١ - ١٣ عدد الصبغات في النبات والمهمة في غوه وبقائه . وما هو الدور أو الوظيفة المتوقعة لكل صبغة أو مجموعة صبغات ؟
- ٢١ - ١٤ صورة الفيتوكروم Pfr لها نصف عمر أقل قليلاً من ٢ ساعة كيف تكونت هذه الحقيقة الهامة في فعل الفيتوكروم بمقارنتها بنصف العمر القصير للصبغات الأخرى ؟

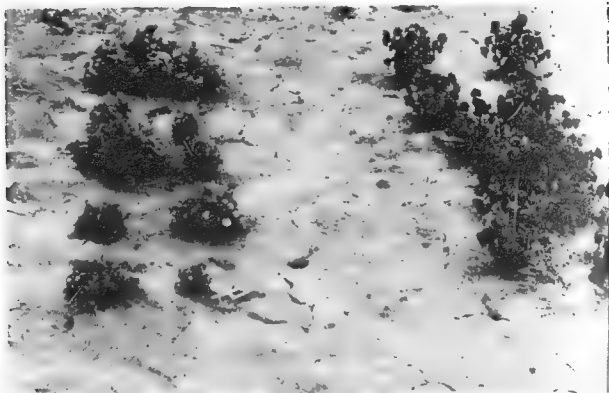
قراءات مقترحة

- Black, M. 1969. Light controlled germination of seeds. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:193-217.
- Borthwick, H.A. 1972. History of phytochrome. In K. Mitrakos and W. Shropshire, Jr., eds., *Phytochrome*. New York: Academic Press.
- DeGreef, J., ed. 1980. *Photoreceptors and Plant Development*. Antwerp: Antwerpen Univ. Press.
- Feldman, J.F. 1982. Genetic approaches to circadian clocks. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:583-608.
- Holmes, M.G., and H. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254:512-514.
- Holmes, M.G., and H. Smith. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. *Photochem. Photobiol.* 25:551-557.
- Holmes, M.G., and E. Wagner. 1980. A re-evaluation of phytochrome involvement in time measurements in plants. *J. Theor. Biol.* 83:255-265.
- Marné, D. 1977. Phytochromes: membranes as possible sites of primary action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:173-198.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Pratt, L.H. 1982. Phytochrome: the protein moiety. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:557-582.
- Schopfer, P. 1977. Phytochrome control of enzymes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:223-252.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:481-518.



الارتباع وتحمل البرودة

(١) Vernalization and Cold Tolerance



نوع القرنفل (*Dianthus barbatus*)^(١) المسمى بالإنجليزية بسويت ويليامز (Sweet William) المُتحمّل للبرودة - Cold-tolerant مزهر في الخريف في أواخر الخريف . عل الجين صنف الأستر *Aster* (٢) *Callis tephus* المسمى دولوف كوين dwarf Queen الذي لا يتحمل البرودة . Cold-intolerant .

مهداة من Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University

(١) كلمة vernalization هي ترجمة للكلمة الروسية yarovizatsiya وهي تعني تهيئة النبات لظروف الربيع وغير ترجمة عربية لها هي الارتباع نسبة إلى الربيع ، ويبدو أن أول من أطلقها هو العالم الروسي Lyzenko

(٢) *Dianthus* كلمة يونانية من شقين *Dian-* ومعناها زهرة مجوهر - *Jove* إله الآلة عند قدماء الرومان - أما كلمة *barbatus* أي المُتّسحي أي له لحية ، وهذا النوع من القرنفل يسمى بالإنجليزية بسويت ويليامز أي ويليامز الحلو وبالطبع ينح القرنفل العائلة القرنفلية *Caryophyllaceae* .

(٣) هذا النبات هو (*Callistephus chinensis*) (وكان يسمى قديماً *Aster chinensis* L.) وهو من نباتات الزهور وينح العائلة المركبة *Compositae* (الاسم الجديد لهذه العائلة هو عائلة الأستر *Asteraceae*) وبهذه المناسبة فإن كلمة *Callis-* هي يونانية وتعني الباج الجميل نسبة وتورية للإشارة إلى صفات الفمرة البرية *Achene* .



لا تزهر جميع النباتات عندما توضع تحت ظروف الفترة الضوئية المناسبة والصحيحة ، ففي العديد من النباتات تؤثر درجة الحرارة على إنشائية وإثمائية التراكيب التكاثرية . في النباتات الحولية يبدأ النمو الخضري في الربيع وتنمو الأزهار في الصيف وتنتج الثمار والبذور في الخريف^(١) . وتأثير درجة الحرارة على تزهر النباتات الحولية يكون ثانوياً بالنسبة لتأثير الضوء ، حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العمليات الأيضية أكثر منه تأثير على تحفيز الأزهار .

أما بالنسبة لنوات الحولين Biennials فتظهر حالة مخالفة تماماً لنوات الحول الواحد ، حيث تظل نباتات ذوات الحولين في حالة خضرية في موسم النمو الأول ، ثم بعد تعرضها لدرجة حرارة الشتاء الباردة والتي تستمر لفترة طويلة فإنها تزهر في موسم النمو الثاني ، وبدون التعرض لدرجة الحرارة الباردة فإن معظم هذه النباتات لا بد أن تظل في حالة خضرية مطلقة ولا تزهر ، إلا أنه بتعريضها لفترة طويلة من البرودة والتي يعقبها فترة ضوئية مناسبة فإن النباتات المحتاجة إلى برودة سوف تزهر ، حيث أن فترة البرودة أساسية وعققة وواضحة عندما نرى في معظم نباتات ذوات الحولين أن المعاملة الصناعية (artificial) بالبرودة والذي يعقبها الفترة الضوئية ودرجة الحرارة المناسبان سوف تؤدي إلى إزهار هذه النباتات في موسم النمو الأول وعلى ذلك يمكن جعل نباتات ذوات الحولين تزهر في نفس موسم النمو الأول كما لو كانت نباتات ذوات حول واحد . شو آرد Chouard (4,5,6) حدد الاصطلاح المستخدم لوصف هذه الظاهرة « بالتحصيل الحرارى » "acquistion" أو إسراع القابلية للتزهير بالمعاملة بالبرودة Chilling treatment إلا أن تطبيق فكرة الارتباع دون استنتاج الرأى العلمى قد وضعت محل التطبيق لعدة سنوات من قبل (44) . فقد أدرك مُنمى النباتات Growers ، بعضهم عن علم والبعض الآخر عن غير علم ، حقيقة أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة برودة لكي تزهر . في عام ١٩٤٠ أورد ملك كيني Mc Kinney (44) في استعراضه عن موضوع الارتباع التقرير الذى قدمه كليبرت Klippart عام ١٨٥٧ إلى اللجنة الزراعية الحكومية في أوهايو Ohio State Board of Agriculture والذى أوضح فيه تطبيقات الارتباع وهذا التقرير كما أورده ملك كيني Mc Kinney هو كما يأتى :

(١) بالطبع ينصب هذا الحديث على الحوليات التى تنمو فى المنطقة المعتدلة الشمالية ولا ينطبق هذا المفهوم على الحوليات التى تزهر فى الخريف وتنمو خضرية فى الشتاء وتزهر وتثمر فى الربيع وهو ما يطلق عليها المحاصيل الحولية الشتوية . أما المفهوم الذى ذكر هنا فقد ينطبق إلى حد ما على الحوليات الصيفية عندما .

و لكي يتحول القمح الشعوى إلى قمح ربيعى فلا شىء يلزم أكثر من سوى أن القمح الشعوى لا بد أن يسمح له بالإنبات الطفيف في الخريف أو الشتاء دون أن يسمح له بالمرور الحضرى وذلك بالحرارة المنخفضة أو بالتجميد حتى يتم زراعته في الربيع . ويجرى ذلك في العادة بتفريق البلور وتجميدها وهي على هذه الحالة ويحفظ بها جملة حتى يأتى موسم النمو في الربيع . لا بد أن يؤخذ في الاعتبار شيان فقط ، هما الإنبات والتجميد . ومن المحمل أن القمح الشعوى يزرع متأخراً في الخريف فقط لكي يثبت في التربة دون أن ينمو ، ولا بد أن ينتج الحبوب كما لو كان قمح ربيعى لو زرع في أبريل (الربيع) بدلاً من سبتمبر (الخريف) . والتجارب التي تحول القمح الشعوى قد قوبلت بنجاح كبير حيث أنها تبقى على العديد من مميزات الجودة الأصلية للقمح الشعوى وتنتج معدل ٢٨ bushel^(١) للأكر acre^(٢).

ومنذ تقرير كليبرت klippart فقد تنابعت دراسات عديدة من الباحثين المنهجية المتتالية عن تأثير درجات الحرارة على التزهير . وفي عام ١٩٣٩ م أطلق ميلشرس (48) Melchers اصطلاح « الارتياعين »^(٣) "Vernalin" لعامل النشاط الافتراضى والذي يعتقد أنه يتراكم خلال الارتباع . وأخيراً بعد أن عرفت الجبريلينات كهرمونات نباتية سائدة ، فقد ضمت وأدخلت إلى عملية الارتباع . ولهذا السبب سوف نرى فيما بعد أن بعض العلماء يعتبرون الجبريلينات و « ألارتياعين » Vernalin هما شىء واحد ومادة واحدة .

الارتباع والتزهير Fernalization and Flowering

نستطيع أن نؤكد أن الارتباع في حد ذاته لا يحفز التزهير ولكنه فقط يُجهز ويُعد النبات للتزهير ، فتأثير الارتباع على التزهير يمكن أن يختلف مع تأثير الفترة الضوئية photoperiod ، فاللورة التعاقبية الضوء تشجيعية photoperiodic inductive cycle ليست فقط تُعد وتُجهز النبات للتزهير ولكنها تُنشئ الأزهار . والتجارب الكلاسيكية العلمية

(١) البوشل bushel ميكال انجليزى للحبوب = ٨ جالون ، والجالون = ٤.٥٥ لتر .

(٢) الأكر acre = ٤٠٠٠ م^٢

(٣) ارتباطها أن تعبر عن عامل (هرمون مفترض) القرنائين « بالارتياعين » أسوة بما هو متبع مع باقي الهرمونات النباتية مثل الأوكسين والجبريلين والكنينين إلخ .

التي اختصت الأرتياح قد أخرجت وأقيمت على كل من السكران (*Hyoscyamus* henbane) و (*niger*) والشيلم (*Petkus rye (Secale cereale)*)^(١)، وعلى ذلك فسوف نركز مناقشتنا على هذين النباتين .

السكران (*Hyoscyamus niger*) Henbane

في العادة يتم التحكم وراثياً في الاستجابة لدرجات الحرارة المنخفضة . وهذه الحالة تظهر مع السكران حيث ينتج طرازين هما الطراز الحولى والطراز ذو الحولين . وبالطبع فإن الطراز الحولى ينتج أزهاره في موسم واحد ، أما الطراز ذو الحولين فإنه يحتاج إلى برودة الشتاء قبل أن يزهر في الموسم الثاني للنمو . ومن المحتمل أن الميكانيكية اللازمة لإنشاء التغيرات الكيميائية اللازمة للتزهير تكون غير ذى فاعلية في السكران ذو الحولين وربما تستبدل هذه المعاملة بالبرودة . والسكران ذو الحولين هو نبات نهار طويل ، مشابهاً في ذلك ذو الحول الواحد ، حيث يظل في حالة غم خضري تحت ظروف النهار القصير دون أى اعتبار لدرجات الحرارة التي يتعرض لها .

ويُظهر السكران ذو الحولين استجابة نوعية (*qualitative response*) للبرودة - وهذا يعنى ما لم يتعرض للحرارة المنخفضة لفترة محددة من الزمن فسوف يظل في حالة خضرية كاملة . إلا أنه بعد أن يصل النبات إلى طور التورد د^(٢) (*rosette stage*) ويكون على الأقل عمره عشرة أيام فيمكن ارتباعه (*Vernalized*) وبالتالي يزهر في موسم نمو واحد ، بعد إمداده بالفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة . ويبدو أن عمر عشرة أيام وطور التورد لازم ضروريان للاستجابة للمعاملة بالبرودة للسكران (5) . شكل ٢٢ - ١ يوضح الاستجابة التزهيرية للسكران ذو الحولين الصميم للمعاملة بالبرودة . ربما نرى ونلاحظ في شكل ٢٢ - ١ احتياجات السكران للفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة للتزهير .





(١) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أنه من العائلة الباذنجانية *Solanaceae* ، وكلمة *Hyoscyamus* هي كلمة يونانية من شقين تعنى قول الخنزير *hog* بفرض أنه سم للخنزير *suppose to poison swine* أما كلمة *niger* فهي تعنى الأسود أو الزنجي وهذا النبات ينمو برماً في العديد من الدول العربية .
(٢) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أن اسم الجنس العلمى *Secale* هو تسمية لاثنية قديمة لبعض الحبوب أما اسم النوع *cereale* فهو يعنى الحصى بالزراعة أو المُنزوع وهذا النبات بالطبع يبع العائلة النجيلية *Gramineae* ولكن الاسم الحديث لهذه العائلة هو *Poaceae* أى عائلة جسر *poa* وكلمة *poa* تعنى حشيشة المراعي ولذلك فإننا نرى أن غير تسمية عربية لهذه العائلة طبقاً للتسمية الجديدة هي أيضاً العائلة النجيلية ولا يعنى هذا أنها عائلة جسر النجيل *Cynodon* لأن كلمة نجيلية عربياً تعنى كل نباتات المراع التي تتبع هذه العائلة .

(٣) طور التورد أو الشكل المتورد هو النمو الخضري الكامل لعدد من النباتات المتباعدة النوع حيث تخرج الأوراق من سلاسل قريبة مقاربة تغطي النبات مظهر الأوراق المتجمعة ويكون الساق قزبي للغاية وعدد خروج فروع في التوردة يستطيل الساق حاملاً التوردة .

الشيلم الشتوى (Secale cereale) (Pethkus Winter Rye)

كما هو الحال فى السكران فيوجد أيضاً سلاتان من الشيلم ، السلالة الربيعية والسلالة الشتوية (spring and winter Pethkus ray strains) . السلالة الربيعية هى نبات حولي مُتورد صميم ، ويزهر ويُثمر فى موسم نمو واحد . أما السلالة الشتوية فهى نبات ذو حولين متورد صميم ، يظل فى حالة خضرية خلال موسم النمو الأول ثم بعد ذلك يزهر ويُثمر بعد تعرضه لفترة طويلة لحرارة الشتاء الباردة . وهذه السلالة الشتوية عندما تُرتبع (vernalized) فإنها تشبه السلالة الربيعية فى كل شيء (51) .

وعلى الرغم من أن كلاً من الشيلم الشتوى والسكران نباتات ذو احتياجات من البرودة ، إلا أنهما يختلفان فى عديد من الأوجه فى استجابتهما للمعاملة بالبرودة

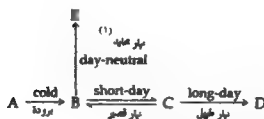
	نهار طويل	نهار قصير
لم يوضع تحت ظروف البرودة		
وضع تحت ظروف البرودة		

شكل ٢٢ - ١ : استجابة السكران ، وهو نبات نهار طويل ، شتلف المعاملات بدرجات الحرارة وطول الفترة الضوئية .

البيانات من : From data of G. Melchers and A. Lang, 1948 Biol. Zentr. 67:185. Redrawn from Principles of Plant Physiology by J. Bonner and A.W. Galston. W.H. Freeman and Company. Copyright © 1952.

فالشيلم الشتوى ربما يُرتَّبِع في طور البُرة (54) ؛ إلا أن السَّكران لا بد أن يكون عمره عشرة أيام ويكون في الطور المُتورد . الشيلم الشتوى لا يتشابه مع السَّكران من حيث أنه ليس له احتياجات ملزمة من حيث الارتباع . فتحت الإضاءة المستمرة سوف يُخرج الشيلم الغير مُرتَّبِع نوراتَه (head) بعد ١٥ أسبوع . إلا أنه لو أُرتَّبِع فإن النورات تخرج بعد ٧,٥ أسبوع - حوالى نفس الزمن الذى يحدث فيه التزهير في صنف الوادى الربيعى (spring valley) تحت ظروف استمرار الإضاءة . وعلى ذلك فإن الارتباع في الشيلم الشتوى يعمل على تقصير الزمن الذى يقطعه النبات حتى التزهير وليس للارتباع لزوم كامل أو مطلق (15) . وأخيراً ، يختلف الشيلم الشتوى عن السَّكران من حيث أن « المحفز الارتباعي » "Vernalization stimulus" بمجرد وصوله ، لا ينتقل عبر منطقة اتحاد الطعم^(١) graft union .

أوضح العلماء تخطيطات نظرية افتراضية لتوضيح مغزى وفهم الاتجاه الذى يقترب من تلك الأبحاث على الارتباع^(٢) . وقد رسمت بيرفس Purvis (51) ، عالمة النبات التى قدمت لنا توضيحات لفهم عملية الارتباع ، إحدى صور هذه التخطيطات لشرح التزهير في نباتات الحبوب Cereal . وعلى الرغم من أن هذا المخطط قد تم نشره منذ أكثر من عشرين عاماً مضت^(٣) ، إلا أنه ما زال يمدنا بالعمل الافتراضى ، وهو مثل جيد في الاعتقاد اللازم للعلماء عندما يحاولون أن يوضحوا ميكانيكيات الظواهر الطبيعية . وهذا التخطيط الذى إرتُسم للتزهير في نباتات الحبوب كما يلي :



- (١) بالطبع في تجارب grafting أى أنه يتراكم ولا يستطيع أن يمر عبر منطقة الطعم بين نباتين أحدهما أرتَّبِع والآخَر لم يُرتَّبِع .
- (٢) على وجه الدقة ما زلنا لا نعرف إلا القليل جداً عن ميكانيكة الارتباع وألها على عملية التزهير وجميع التوضيحات هنا ما زالت المفاهيم نظرية .
- (٣) قلعت بيرفس هذا التخطيط عام ١٩٣٤ أى منذ أكثر من خمسون عاماً وليس منذ أكثر من عشرين عاماً كما جاء هنا .

في هذا التخطيط فإن B هي بعض المركبات التي ما هي إلا جزء من نظام التفاعلات التي تعود إلى التزهير ، ونظام التفاعلات من B إلى D يكون تحت تأثير تحكم الفترة الضوئية ، ومن المحتمل أنه يؤدي إلى تخليق هرمون التزهير *floral hormones* . ففي الشيلم الريعي فإن B إما أن تكون موجودة في الجنين أو تنتج من A تحت تأثير درجات الحرارة العادية . إلا أنه في الشيلم الشتوي فإن إنتاج B يثبط ولكن هذا التثبط لا يكون كلياً أو مطلقاً ، حيث يتراكم عند معدل قليل مع نمو النبات ، والتعرض للدرجات الحرارة المنخفضة يسرع من إنتاج B في الشيلم الشتوي .

وقد قدمت برفس Purvis سببين عن سبب اعتقادها أن B تتراكم حتى تحت تأثير درجات الحرارة العادية . السبب الأول هو حدوث التزهير تحت تأثير الإضاءة المستمرة بالرغم من غياب المعاملة بالبرودة . والثاني أنه بالرغم من أن الأنواع التي تُظهر احتياجات مطلقة للارتفاع (على سبيل المثال السكران) بمجرد ارتباعها سوف تظل كما لو كانت النباتات قد وضعت تحت تأثير فترة ضوئية تعاقبية غير مناسبة . وهذا يعني أن وجود B ثابت ودائم حتى يعاد وضع النبات تحت تأثير الفترة الضوئية التعاقبية المناسبة ولا يتم تخفيفه (diluted) بالفمو الخضري والذي يأخذ طريقه خلال وقت تعريض النباتات إلى الفترة الضوئية التعاقبية غير المناسبة . قد لوحظ وجود B في الشيلم بواسطة برفس Purvis (51) ، وفي السكران بواسطة لانج وميلشرز Lang and Melchers (39) . وفي الحقيقة قد اقترح أن B بمجرد إنتاجه بالارتفاع يتزايد بدون مزيد من المعاونة والمساعدة من درجة الحرارة المنخفضة .

والتفاعل من B إلى C إلى D يخضع لسيطرة الفترة الضوئية . والتفاعل من B إلى E (مركب تكويني ورقى) ، هو نهار محايد (day-neutral) ويحدث عند المعدلات المثل عندما يُمنع أو يثبط التفاعل من B إلى C . وفي التخطيط الذي وضعته برفس Purvis فإن D توضح هرمون التزهير أما C فهي المركبات الوسطية التي تستطيع إنشاء الأطوار الأولى في إنشائية الأزهار . في الشيلم الريعي أو في الشيلم الشتوي المرتبع فإنه يوجد تراكم على B . وتحت تأثير الإضاءة المستمرة فإن B تكون بطيئة في التحول إلى C ، والتي تعني تحولها السريع إلى D ، أي هرمون التزهير . وباستمرار سحب C لتكوين D تحافظ

(١) نهار محايد day-neutral يعني أنه لا يوجد تأثير لطول الفترة الضوئية اليومية وكلمة day هنا لا تعني اليوم الذي يعاقب فيه الليل مع النهار والذي يتكون من ٢٤ ساعة ولكن المقصود هنا هو طول النهار وقد سبق شرح هذا الموضوع في فصل سابق .

وتجعل تفاعل B إلى C إلى D سائر ، بالرغم من وجود الاستمرارية في الإضاءة غير المرغوب فيها على تفاعل B إلى C . وأخيراً فإن D تصل إلى المعدل الحرج وينتج الإزهار .

تحت ظروف النهار القصير فإن تفاعل C إلى D يُثبط ، وبالتالي تدفع التفاعل العكسي ، C إلى B إلى E إلى الحدوث وتحفظ النبات تحت الحالة الخضرية . وهذه الحالة سوف تظل حتى التفاعل المثبط C إلى D وفي النهاية تنتج الكمية الحرجة من D اللازمة لإنشائية منشآت الأزهار . وتحليل هذا التخطيط سوف يُظهر لماذا الشيلم الريعي هو نبات نهار طويل ولماذا الشيلم الشتوى المرتفع يشابهه .

بعض الأوجه الأكثر أهمية في دراسة الارتباط في الشيلم والسكران والنباتات التي لها ارتباط بهذا الموضوع هي : مكان الارتباط site of vernalization ، وتبعية الارتباط على درجة الحرارة وفترة التعرض dependence on temperature and duration of exposure ، وانتقال الارتباط بتجارب التطعيم transmission of vernalization by grafting ، وعامل العمر age factor ، وانعكاس الارتباط devernalization ، وإحلال الجيرلين محل المعاملة بالبرودة substitution of GA for the cold treatment . وسوف نشرح هذه الأوجه بتفاصيل أكثر .

مكان الارتباط Site of Vernalization

التجارب التي أجريت على مختلف النباتات المحتاجة إلى البرودة والتي تضمنت السكران قد أوضحت بقوة أن مكان الارتباط هو مناطق النمو . وقد ظهر هذا بتجارب الحرارة المنخفضة على أماكن أجزاء النبات المختلفة في : الكرفس Celery (8) - البنجر (7) beets - والكرينثيم (الأرولة) Chrysanthemum (57) . أوضح ميلشرز Melchers نتيجة لتجاربه على تطعيم سلالتا السكران الحولية وذات الحولين أن قمة الساق stem apex هي جزء النبات المستجيب بصفة أساسية للمعاملة بالبرودة (46, 47) . يبدو أن قمة الساق هي المكان المترك للارتباط ، حيث ينتقل المُحفز stimulus إلى الأجزاء الأخرى من النبات . وجد شواب Schwabe (57) في الكرينثيم أن حفظ القمة تحت

ظروف الحرارة المرتفعة وباقي النبات إلى البرودة فإن النتيجة هي عدم التزهير . بالإضافة إلى ذلك فقد لاحظت بيرفس (51,52) Purvis أن القمم المقطوعة dissected apices والمنفصلة عن الأجنة المنقوعة والمتشربة للسكروز والمعادن يُمكن إرتباعها .

وجد فيلنسيك Wellensiek أن القمم النامية هي المكان الوحيد المُدرك للارتباع والتي تصدى له فقد أوضح هذا العالم أن كلا من الأوراق والجذور المفصولة من نبات الليوناريا (*Lunaria biennis*)^(١) لها القدرة على أن ترتبع (67,68) ، فلو أن هذه الأجزاء المفصولة قد أُمدت بالبرودة فإن النباتات التي تتكون من هذه الأجزاء المفصولة سوف تُزهر . وقد استنتج فيلنسيك Wellensiek من تجاربه أن تقسيم وفصل الخلايا ضروري لإدراك الارتباع وليس هناك أهمية للمكان المدرك للارتباع . والبيانات الأحدث التي حصل عليها فيلنسيك Wellensiek (69) على الارتباع للأوراق المفصولة قد دُوت في جدول ٢٢ - ١ . ولا بد أن نتذكر ونذكر مدة المعاملة بالبرودة وعمر الورقة حيث أنهما عاملين هامين في الاستجابة للتزهير .

جدول ٢٢ - ١ . النسبة المئوية للإزهار على النباتات المتكونة من العقل الورقية لنبات الليوناريا (*Lunaria biennis*) والمأخوذة من الأمهات خمسة أعمار بعد المعاملة بالبرودة خلال خمس فترات. مصدرها : Source: From S.J. Wellensiek. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol.* 39: 832.

عمر نبات الأمهات (بالأسابيع)	المعاملة بالبرودة (بالأسابيع)				
	0	8	12	16	20
6	0	0	0	0	3.6
8	0	0	0	0	21.4
10	0	0	0	7.1	25.0
12	0	0	12.5	40.7	40.6
14	0	0	7.5	18.4	40.0

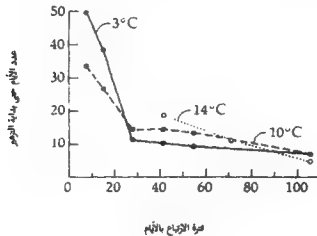
(١) ينتمى هذا النبات العائلة الصليبية Cruciferae (العائلة الخردلية Brassicaceae) واسم النبات الإنجليزي Moon wort وربما يمكن تعريبه عربياً بـ كرنب القمر ذو الحولين حيث أن كلمة Luna تعنى القمر أما biennis فهي تعنى ذا الحولين وهو من نباتات الزينة .

الاعتماد على درجة الحرارة ومدة التعرض

Dependence on Temperature and Duration of Exposure

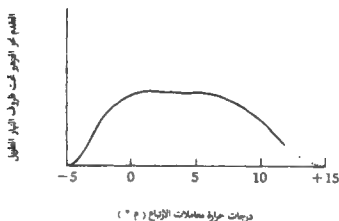
أوضحت أبحاث Lang (36) على السكران عن وجود علاقة بين درجة الحرارة ومدة التعريض وتأثير هذه العلاقة على كفاءة الارتباع . فقد عُرِض السكران ذو احتياجات البرودة لدرجات حرارة مختلفة تراوحت ما بين 3°C إلى 17°C م لفترات متباعدة من الوقت . ثم أُعطيت النباتات بعد ذلك فترة الإضاءة التعاقبية المُنْخَفِة للإزهار عند درجة حرارة 23°C م حتى حلول بداية التزهير . وقد رت كفاءة المعاملة بالارتباع بعدد الأيام حتى التزهير بعد المعاملة .

فقد وجد لانج أن جميع درجات الحرارة من 3°C م حتى 17°C م فعالة لو أن فترة الارتباع ١٠٥ يوم حيث تنشأ الأزهار في خلال ثمانية أيام . إلا أنه لو قُصرت فترة الارتباع إلى ١٥ يوم ، فإنه يلاحظ تأثيرات مختلفة تختلف بدرجات الحرارة . وتحت هذه الظروف فإن درجة الحرارة 10°C م خلال فترة ١٥ يوم ارتباع هي أكثر المعاملات تأثيراً ، حيث تحتاج إلى ٢٣ يوم لبداً تكوين الأزهار ولو أُطِيلت فترة الارتباع إلى ٤٢ يوم فإن أكثر درجات الحرارة فعالية قد وُجدت من 3°C م إلى 6°C م ، وبالتالي يلزم عشرة أيام لبداية التزهير . شكل ٢٢ - ٢ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ - ٢ : العلاقات المتبادلة بين درجات الحرارة وزمن التعريض على إزهار السكران
(*Hyoscyamus niger*)

درس هانسل Hānsel (20) تأثير الارتباع لمدى واسع من درجات الحرارة تتضمن درجات حرارة أقل من التجمد على نبات الشيلم الشتوى *Petkus winter rye* ، فقد وجد فشلاً للارتباع عند درجات حرارة أقل من -4°C ، ولكن من هذه الدرجة حتى 14°C م ينتج الارتباع . ودرجات الحرارة من 1°C إلى 7°C م متساوية في كفاءتها في تقصير عدد الأيام اللازمة للإزهار . ويوجد هبوط سريع في معدل الارتباع عندما تزداد درجة الحرارة عن 7°C م حتى 15°C م . شكل ٢٢ - ٣ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ - ٣ : تأثير درجة الحرارة على ارتباع الشيلم الشتوى .

عن : H. Hānsel. 1953. Ann. Bot. 17: 417.

من هذا الشرح ومن أشكال ٢٢ - ٢ ، و ٢٢ - ٣ يمكننا بوضوح أن نرى أن الاستجابة للتزهير نتيجة للارتباع تعتمد على درجات الحرارة المستخدمة ومدة فترة التعريض للارتباع . والفاعلية القصوى للربط بين درجات الحرارة وفترة التعريض للحصول على أعلى استجابة قد قدرت لكل نوع نباتي .

تجارب التطعيم Grafting Experiments

أوضح ميلشرز Melchers (46, 47) على نبات السكران وضوح انتقال المحفز الارتباعي (vernalization stimulus) عبر منطقة اتصال التطعيم graft union . ولو أن الجزء النباتي

(ورقة أو ساق) للسكران المرتبع قد طُعِمت على نبات سكران غير مُرتَبِع فإن الأخير يزهر . والسؤال هنا هل هذا انتقال لهرمون التزهير (florigen فلوريجين) من المانح إلى المستقبل أو انتقال مادة ما تنتج كنتيجة للارتباع . إلا أن هرمون التزهير (الفلوريجين) قد أُسْتُعِدَّ كنتيجة للتجارب الإضافية التي أجراها ميلشرز ولانج (Melchers and Lang) والتي بينها وأوضحها لانج (37) . لو أن نبات السكران غير المرتبع قد طُعِمَ إلى نبات الدخان صنف ماريلاند ماموث Maryland Mammoth فإن السكران يزهر سواء استقبل نبات الدخان الدورة الضوئية المحثة photoinductive cycle أم لم يُمد بها . والسكران كمستقبل في هذه التجربة يستقبل المُحفز من نبات الدخان ، والتي تقود إلى التزهير . وهذا المُحفز لا يمكن أن يكون هرمون التزهير (الفلوريجين) حيث أنه ينتقل من نباتات الدخان التي عرضت للدورات ضوء تعاقبية غير محثة بجانب دورات ضوئية محثة . ولما كان نبات الدخان نبات ليس له احتياجات برودة فإن المحفز أو المادة [الفيرنالين (الارتباعين) Vernalin] التي تُنتَج بالارتباع لا بد أن توجد في غياب المعاملات بالبرودة . هذه التجارب التي قدمها ميلشرز ولانج (Melchers and Lang) لا بد أن تُقدم بعض الإيضاحات عن وجود وبقاء « الارتباعين » "vernalin" إلا أن أمثلة المؤثر الارتباعي vernalization induction من المانح إلى المستقبل قليلة العدد . بالإضافة إلى أن الارتباعين vernalin لم يستخلص بعد حتى في صورة خام ، وبالتالي ملاحظات وجود الارتباعين على الأقل في الصورة المتحركة mobile form يستند إلى قليل من التجارب .

عامل العمر Age Factor

المظهر الملحوظ لظاهرة الارتباع هو العلاقة بين عمر النبات واستجابته للمعاملة بدرجة الحرارة المنخفضة . والعمر الذي عنده النبات يكون حساساً للارتباع يختلف في مختلف الأنواع النباتية . على سبيل المثال في نباتات الحبوب (Cereals) فإن المعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة المؤثرة ارتباعياً تكون على البذور المستنبطة وربما ترتبع الأجنة على النباتات الأمهات أثناء إثمائية هذه الأجنة (38,54) . أوضح شينوهارا (60) Shinohara ارتباعاً جزئياً للبذور الناضجة للسلسلة garden peas ، والقمع الشتوى ، والشعير ، والقول ، والفجل (Minowas radish) . وعلى النقيض من هذه النباتات فالعديد من النباتات المحتاجة إلى البرودة ، تحتاج إلى

فترة معينة من النمو قبل أن تكون حساسة للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . على سبيل المثال فإن سلالة السكران ذو الحولين لا بد أن تكون في طور التورود والتي تستكمل عندما يكون عمر النبات عشرة أيام على الأقل من النمو قبل أن تكون حساسة للإرتباع . في الحقيقة أوضح ساركار (56) أن ذروة الحساسية لا تكتمل حتى يكون عمر نبات السكران ٣٠ يوماً من النمو . وفي النباتات الأخرى تعتمد الحساسية للإرتباع على عدد الأوراق المنتجة . على سبيل المثال في نبات أوبنوترا (*Oenothera*) (آذان الدب) لا بد من وجود على الأقل من ست إلى ثمانية أوراق للنبات حتى يكون الإرتباع مؤثراً (4) وفي كرنك بروكسل *Brussels sprouts* لا بد من وجود ثلاثون ورقة على الأقل (66) .

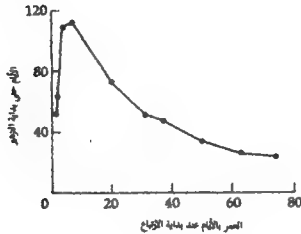
والاصطلاح الإنضاج - للتزهير *ripenes-to flower* أول من أطلقه هو كلييس (30) Klebs في عام ١٩١٣م وقد استخدم أخيراً للدلالة عن الوقت الذي يكون فيه النبات حساساً للفترة الضوئية ، ويمكن إطلاقه أيضاً في دراسات الإرتباع . نفس النباتات المحتاجة إلى البرودة فإن طور الإنضاج - للتزهير يصل عندما تكتمل احتياجاته للبرودة ، وامتداد نموه الخضري مثل تكوين حد أدنى من الأوراق أو العقد تستخدم في العادة لتحديد وتقدير هل النبات قد وصل أو لم يصل إلى طور الإنضاج - للتزهير .

واحتياج الوصول إلى كمية معينة من النمو الخضري تُرجع تراكم بعض العوامل (ربما مُستقبل المنشط الارتباعي) اللازمة للوصول إلى حالة الاستجابة . حقيقة أنه في العديد من النباتات لا بد من ضرورة وجود حد أدنى من الأوراق تؤكد هذه الفكرة حيث أن تمثيل معظم المركبات الموجودة في النبات تبدأ وتنشأ من عملية التمثيل الضوئي . أما في النباتات التي يمكن أن تُرتبع بذورها (مثل نباتات الحبوب) فإن مادتنا الافتراضية هذه لا بد أن تكون موجودة بكميات كافية ، إما عن طريق منحها من النباتات الأم أو تتخلق أثناء إغاثية الجنين وهو على النبات الأم .

(١) يتبع هذا النبات العائلة *Oenagraceae* ويعرف اسمه الإنجليزي بـ *Evening-prim rose* وقد يرب اسم النبات عنها بزهرة ربيع - المساء أو نبات آذان الدب - وفي الواقع فإن ترجمة الاسم العلمي لهذا النبات (*Oenothera*) فهي كلمة يونانية تعني ذا رائحة النبيذ *wine-scenting* وهذه التسمية تطلق على النباتات الغير معروفة .

دراسة الحساسية للارتبايع في نبات الأرابيدوبسيس^(١) (*Arabidopsis thaliana*) خلال أطوار النمو المختلفة قد أوضحت نتائج شيقة (20) ، حيث أن بنور هذا النبات حساسة جداً للارتبايع ، وحيث تتناقص هذه الحساسية كلما تقدم إنماء البنور حتى تصل إلى أدنى حساسية في الأسبوع الثاني من إنماء البذرة . وكلما تقدم نمو النبات يوجد تغير ملحوظ في الحساسية للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . حيث تتزايد الحساسية مع التقدم في العمر . شكل ٢٢ - ٤ يوضح هذه العلاقة .

وربما نُعزى الفقد في الحساسية في هذا النبات في المراحل المبكرة من النمو إلى نقص واستنفاد الغذاء المُخزن في البذرة . والزيادة في الحساسية ترتبط بالزيادة في الكربوهيدرات كنتيجة لنشاط التمثيل الضوئي .

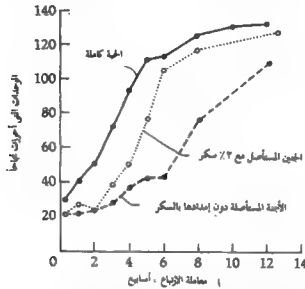


شكل ٢٢ - ٤ : حساسية نبات الأرابيدوبسيس (*Arabidopsis thaliana*) للارتبايع خلال أطوار فترات النمو المختلفة .

عن : From K. Napp-Zinn, 1960. *Planta* 54: 409.

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية (Cruciferae) أى العائلة الخردلية (Brassicaceae) ويعرف بعض أنواعه في مصر باسم « ملح أو ملح » وبهذا المناسبة فإن كلمة *Arabidopsis* فهي تعنى العربى ، وبهذا المناسبة لم تدرس عملية الارتبايع على العديد من نباتات العائلة الخردلية التى تنمو بها في الوطن العربى وهذه العائلة غنية بالنباتات الارتباعية .

والملاحظات الإضافية عن اشتراك الكربوهيدرات في عملية الارتفاع قد ظهرت جلياً بارتفاع أجنة الشيلم الشتوى (54). حيث أن فصل الأجنة عن الإندوسيرم (المواد الغذائية المخزنة التي تمد الجنين باحتياجاته الغذائية أثناء الإنبات) وإمدادها بالسكريوز (سكر القصب) والمغذيات المعدنية أنتجت نباتات سليمة جيدة، ومثل هذه الأجنة تحت هذه الظروف يمكن ارتباعها. إلا أن الارتفاع يعاق ويثبط إذا حُرمت الأجنة من المادة الكربوهيدراتية (53) (أنظر شكل ٢٢ - ٥). وكما أوضح Purvis (53) فهذا لا يعنى أن السكريات هي المواد الوحيدة التي تسرع من عملية الارتفاع، حيث وجد أن الكربوهيدرات الأقل تحركاً وانتقالاً للجنين (مثل الهيميسيلولوز hemicellulose) ربما تُجلب للاستخدام. وبالرغم من أنه لم يثبت حتى الآن فكرة أن الكربوهيدرات تستهلك أثناء عملية الارتفاع، إلا أن الكربوهيدرات في الحقيقة أساسية لهذه العملية.



شكل ٢٢ - ٥ : نجاح وتقدم الارتفاع مع الزيادة في زمن المعاملة بالارتفاع.

عن O.N. Purvis, 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 16:67 Berlin: Springer.

انعكاس الارتفاع (أى إبطال الارتفاع) Devernalization

قد رأينا في شرحنا السابق عن التأقت الضوئي أن تحفيز الإزهار بالضوء الأحمر يمكن أن يُبطل بالإشعاع الأحمر البعيد، حيث أنه بمجرد أن يُستقبل المحفز المنطلق والمُنشئ عن الضوء الأحمر البعيد يُزال هذا المحفز بمجرد تعريض النبات للضوء الأحمر البعيد، وكذلك أيضاً يمكن أن يُبطل المحفز الناشئ عن الارتفاع^(١). هذا الإبطال ربما يعقب

(١) لا يعنى هنا أن الضوء الأحمر البعيد يُبطل الارتفاع ولكن الحرارة المرتفعة تُبطل تأثير الارتفاع للنباتات المرتفعة أى إذا تعرضت النبات المرتفع للحرارة المرتفعة أو بالتجفيف والمقصود هنا أنه كما يحدث انعكاس وتضاد للتأقت الضوئي - يحدث أيضاً تضاد وإبطال لتأثير الارتفاع على النباتات المرتفعة.

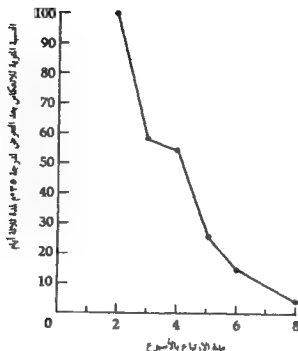
ويصاحب الجيوب المُرْتَبِعة للشيلم الشتوى وذلك بتجفيف الجيوب المرتبعة وتخزينها وحفظها لعدة أسابيع تحت ظروف الجفاف ، ويمكن أن تستعيد هذه الجيوب الموضوعة تحت هذه الظروف ارتباعها إذا ما استمر وضعها تحت ظروف الجفاف لمدة لا تزيد عن ست أسابيع أما إذا طالت مدة حفظ هذه الجيوب المرتبعة تحت ظروف الجفاف لمدة ثمانية أسابيع فينعكس ارتباعها بالكامل ولا يعاد ارتباعها إطلاقاً (16) .

وأكثر العوامل الفعالة في إبطال الارتباع هي درجة الحرارة المرتفعة ، فقد تم تسجيل عدة حالات لتأثير درجة الحرارة المرتفعة التي تعقب الارتباع والتي تزيل وتبطل تأثير المعاملة بالبرودة . وفي الحقيقة عند إبدال الحرارة المرتفعة بالحرارة المنخفضة خلال فترة الارتباع تُضعف من الاستجابة للارتباع .

قد أوضحت الأبحاث المبكرة الأولى عن انعكاس وإبطال الارتباع في القمح أن تأثيرات الارتباع يمكن أن تزال بالكامل لو أُعْغِب في الحال تعريض الجيوب المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة تقترب من 35°C . إلا أن مدة التعرض للارتباع تؤثر على انعكاس الارتباع الناشئ من الحرارة المرتفعة حيث وجد بيرفس وجريجورى (55) Purvis and Gregory انعكاس وإبطال كامل للارتباع (تحت ظروف الحرارة المرتفعة - 35°C لمدة ثلاث أيام) إذا كانت فترة التعرض للارتباع في جيوب الشيلم الشتوى وجيزة ، وكلما زادت فترة التعرض لظروف المعاملة بالارتباع فيؤدى ذلك إلى الزيادة في ثبات النبات للارتباع ويقل التأثير المثبط للحرارة المرتفعة التي تعقب عملية الارتباع (أنظر شكل ٢٢ - ٦) .

يتم انعكاس وإبطال الارتباع في سلالة السكران ذات الحولين وذلك بتعرض النباتات المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة قد تصل إلى حوالى 35°C لفترة من الوقت حيث تزيل بالكامل تأثير الارتباع (39) . إلا أن انعكاس وإبطال الارتباع غير ممكن إذا ما تعرض السكران المرتبع لدرجة حرارة 20°C لفترة من ثلاث إلى أربع أيام .

من الممكن إعادة الارتباع إلى العديد من النباتات التي أُبطل ارتباعها بدرجات الحرارة المرتفعة . على سبيل المثال إذا ما أُرتَبِعَت نباتات الشيلم الشتوى وبنجر السكر والأراييدوسيس والسكران ... إلخ والتي أُبطل ارتباعها فإنها سوف تستعيد مرة أخرى تأثيرها الارتباعي .



شكل ٢٢ - ٦ : تدرج ونجاح التقديم نحو نبات الإزجاع للشعوى بالحرارة وذلك بنهائة فترة المعاملة الإزجاعية
From O.N. Purvis and F.G Gregory. 1952. Ann. Bot 16:1. عن

إحلال الجبريلين محل المعاملة بالبرودة

Substitution of Gibberellin for Cold Treatment

تناولنا بالشرح في الفصل السابق تأثير الجبريلين على « الحَنَبَة » « bolting » والتزهير في النباتات « المتوردة » rosette plants . وقد ذكرنا أيضاً أن إحلال الجبريلين محل درجات الحرارة المنخفضة يمكن ملاحظته وإدراكه بين النباتات المتوردة مثل السكران . إلا أن معاملة النباتات المتوردة بالجبريلينات ربما تؤثر فقط في استطالة سيقانها ولا تؤثر على تزهيرها . إلا أنه بطريقة غير مباشرة ربما تشجع الجبريلينات تحرر وانطلاق العوامل المؤدية إلى تكوين الأزهار . ويجب أن نوه هنا إلى أن الجبريلين يعجز ويفشل في أن يحل محل احتياجات البرودة اللازمة لتزهير النباتات « ذات السيقان » «Caulescent plants» .

العوامل الأخرى المُعدِّلة لعملية الارتباع

Other Factors Modifying vernalization Process

طالما أن عملية الارتباع تعتمد في الغالب على تتابع وتعاقب الخطوات الكيميوحيوية والتي تقود إلى إنتاج المادة الفعالة ، فلا بد أن نتوقع أن وجود الماء والأوكسيجين لا يمكن الاستغناء عنهما في ارتباط البنور - حيث الماء يلزم لتنشيط الإنزيمات الموجودة في البذرة - وأما الأوكسيجين فيلزم لانطلاق الطاقة التنفسية .

الماء Water

من المستحيل ارتباط البنور الجافة ما لم تشرب البنور بعض الرطوبة . فقد أوضحت بيرفس Purvis (54) أنه لا بد من توفر رطوبة كافية لكي تبدأ ظهور البوادر الأولى والمبكرة لعملية الإنبات المرئي^(١) . فقد وجدت في الشيلم الشتوى أن الماء المتشرب لا بد أن يعادل ٥٠٪ من الوزن الكلى للبنور الجافة كي يحدث ارتباط كافى .

الأوكسيجين Oxygen

لا تستجيب الحبوب المحفوظة في جو من النتروجين النقى للمعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة بالرغم من إمدادها بالماء الكافى (16) . وعلى الرغم من أن الاحتياج للأوكسيجين يكون بتركيز منخفض إلا أنه ضرورى . والأوكسيجين أيضاً ضرورى لارتباع جميع النباتات مثل السكران ، وللتفاصيل أنظر الاستعراض العلمى الذى قام به شوارد Chouard (5) . ويبدو أن التنفس عامل ضرورى في عملية الارتباع . وهذا الاستنتاج قد أُيِّدَ بالتجارب التى أُجريت عن تأثير مثبطات التنفس على الارتباع . فقد وجد أن استجابة القمح الشتوى للارتباع قد قلت للدرجة ملحوظة باستخدام هذه المثبطات (6) .

وعلى الرغم من أن العامل الأساسى في عملية الارتباع هو درجة الحرارة المنخفضة ، إلا أنها غير مؤثرة في غياب الأوكسيجين ، والماء والإمداد الكافى من الكربوهيدرات

(١) هذه المرحلة المبكرة من الإنبات قد تعرف بين المزارعين في مصر بمرحلة أقلسين أى ظهور جزء بسيط من الجنين الإبتدائى الأولى .

اللازمة لعمليات التنفس . وبمجرد ارتباج النبات ، فربما يبطئ الارتباج بالحرارة المرتفعة ، وفي بعض الأحيان يرتفع بتعرض آخر للحرارة الباردة .

وكما هو الحال في التأقت الضوئي فمازال أمامنا الطريق طويل لكي نصل إلى تفهم عملية الارتباج . فمعالجة الجانب الفيزيقي الذي يؤدي إلى ارتباج النبات قد تم انجازه في معظم جوانبه ، أما الدراسات الكيموحيوية لهذه العملية فمازالت متكاسلة وقليلة . وتفهم آلية (ميكانيكية) إدراك النبات لمحفز البرودة والتعرف على المحتويات المشتركة في تعاقب وتتابع التفاعلات التي تؤدي إلى تخليق المركبات النشطة ما زالت تمثل مشكلة وتحتاج إلى المزيد من الدراسات والدور الكيموحيوي للجبرلين والارتباين (الفيرنالين Vernalin) وهرمون التزهير (الفلوريجين florigen)^(١) تحتاج جميعها إلى إيضاحات .

تحمل النباتات للبرودة Cold Tolerance of Plants

فطن العلماء منذ فترة أن تخفيض درجة الحرارة وتقصير الفترة الضوئية تؤثر على التغيرات الأيضية في النباتات والتي لها خاصية التحكم الوراثي في القدرة على التقسية (harden) أي تظهر وتسمى تحمل النبات للبرودة (Cold tolerance) . وبدون شك فإن عملية التقسية هذه تؤمن حياة النبات خلال فترة الشتاء . وكما أوضح هودجسون (23) Hodgson الذي قال « أنه من المعقول والصواب أن نفترض أن الانتخاب الطبيعي selection natural لا بد أنه اشترك في توليد وبناء يمكن أن يحول عليه في إعطاء إشارة وتحذير مبكر عن قُلُوم وشيك الحدوث للحرارة المنخفضة^(٢) ، والاستجابة للتغيرات الموسمية في الفترة الضوئية منطقياً هي تلك الإشارة التحذيرية . وبالتالي أكد استقبال هذه التغيرات في الفترة الضوئية وظهور وتولد تحمل البرودة ذو أهمية كبيرة في العديد من الأنواع النباتية . على سبيل المثال في البرسيم الحجازي alfalfa فإن الأصناف المحتملة البرودة هي نباتات ذات نهار طويل في إزهارها أما الأصناف الحساسة للبرودة من البرسيم الحجازي فهي نباتات محايدة للفترة الضوئية (day-neutral) (24) . وحقيقة أخرى هامة ألا وهي أنه بمجرد ابتداء تكوين المحفز على تحمل البرودة الناشئ عن تقصير الفترة الضوئية (27, 59) . وزيادة على ذلك فإن اصطلاح تحمل البرودة لا بد أن ينتج من ابتداء التغيرات الأيضية التي تقع بعد الاستحثاث بالعوامل البيئية .

(١) جميعها ما زال يحتر افتراضاً نظرياً حتى الآن ولم يحصل أو يستخلص أي منها .

(٢) المقصود بها شعور النبات بقدوم فصل الشتاء ذو الحرارة القاسية قبل مجيء الشتاء .

تحمل البرودة والتمو والمكونات الأيضية

Cold Tolerance, Crowh, and Metabolic Components

استجابة النباتات الحساسة للتغيرات في الفترة الضوئية تترجم إلى نقص في معدل التمو ، حيث يكون التناسب عكسي مع ظهور وإتمام التحمل للبرودة (20, 40) . إلا أنه بناء على ما قدمه بعض الباحثين فإن النقص في نمو المجموع الخضري الهوائي بالتالي لا يُكوّن الإحتياجات للتقسية (9, 58) ومع ذلك فإن التغيرات الملاحظة في معدل التمو وطبيعة بعض النباتات خلال التقسية تعكس التحورات الأيضية والتي يرجع أنها مرتبطة ارتباطاً وثيقاً بظهور وإتمام التحمل للبرودة . وقد اقترح سيمينوفتش وبريجس (62) Siminovitch and Briggs أنه لكي يكون لأي مكون أبيض علاقة مباشرة بتحمل البرودة ، فلا بد أن يكون مستوى مثل هذا المكون مرتبط بإنمائية وظهور وقد تحمل البرودة .

الليبيدات (الدهون Lipids)

اكتشف العلماء زيادة في عدم تشبع وزيادة في تركيز الأحماض الدهنية ، وتغيرات في الليبيدات المعقدة خلال نمو مختلف النباتات تحت ظروف الحرارة المنخفضة (11, 13, 17, 21, 35, 65, 70) . والتغيرات الملحوظة في الليبيدات عند درجات الحرارة المنخفضة ترجع حدوث تغيرات في الأغشية الخلوية . فقد اقترح بعض الباحثين أن زيادة النفاذية من خلال تغيرات الليبيدات والتغيرات الأخرى تستحث وتزيد من إعادة توزيع الماء بين وداخل الخلايا . والحالة الأخيرة ذات أهمية قصوى في إنمائية التحمل للبرودة .

الكربوهيدرات Carbohydrates

درس الباحثون دور الكربوهيدرات في تحمل البرودة بتفاصيل كبيرة (1, 24, 27, 33, 65) . فالسكروز له ضلع كبير مع هذه الظاهرة (1, 24) . فهو مع السكريات الأخرى يعمل كحامي as protectant والتي تعمل في الحال على تكوين روابط هيدروجينية ، وربما يكون لهما أهمية في بقاء وتركيب وعمل ونشاط وكال وصحة البروتينات (الجليكوبروتين glycoproteins) ضد فعل التجمد المدمر لطبيعة البروتين (denaturation) . والسكريات تعمل أيضاً كمصدر هام للطاقة للعديد من النشاط الأيضي وكمنظمات أزموزية Osmoregulators والتي يُعتقد أنها ضرورية في إظهار وإتمام التحمل للبرودة .

الأحماض النووية Nucleic Acids

تختلف الأحماض النووية الـ RNA, DNA كميّاً مع التقسية للبرودة (25, 29, 41, 58, 59) ، وقد افترض سيمينوفتش وزملاؤه Siminovitch and Colleagues (63) أن الزيادة في الـ RNA خلال التقسية هي خطوة أساسية في ميكانيكية (آلية) الحماية للتقسية . وزيادة على ذلك فقد اقترح لي وويزر Li and Weiser (41) أن الزيادة في الأحماض النووية من المحتمل أن ترجع إلى التغيرات الأيضية وخاصة إلى الإنزيمات الضرورية واللازمة في تخليق المكونات الجدارية والتي تعتبر ذات أهمية جزئية في مقاومة درجات حرارة التجمد .

البروتينات Proteins

من بين جميع المكونات الأيضية التي تزيد التقسية فيبدو أن البروتينات لها علاقة وثيقة لتحمل البرودة وذلك من خلال وظيفتها وعملها المزدوج ، أولاً كإنزيمات (1, 24, 28, 32, 33, 34, 40) وثانياً كعوامل محتمل واق (22,64) . فقد أمدنا سيمينوفتش وبرجس (61) Siminovitch and Briggs بالدلالة الأولى عن علاقة البروتينات الذائبة soluble proteins بمقاومة وتحمل النباتات للبرودة ، فقد أوضحنا أن تركيز البروتينات الذائبة في الماء تزداد في القلف الحى living bark في شجرة الجراد الأسود black locust^(١) خلال الخريف كنتيجة لإنماء وظهور التحمل ومقاومة البرودة ثم تنقص في الربيع . ثم ظهرت بعد ذلك عديد من الدراسات نحو الإنزيمات المحللة للبروتين الذائب في عديد من النباتات المقساة (12) Faw and (3, 13, 25, 27, 33, 58) (hardened) . على سبيل المثال فصل فاو وجنغ (12) Jung البروتين الذائب المستخلص من أنسجة المجموع الهوائى وجذور النبات باستخدام أقراص الجل إلكتروفوريسيز (disk gel electrophoresis) طريقة التحليل بالمجرة الكهربائية أو الحمل الأيونى الكهربى (فقد لاحظا بروتين أكثر في النباتات المقساة (hardened) عن تلك غير المقساة . وقد أوضحنا أن بعض البروتينات المفصولة لها إرتباط بمقاومة وتحمل البرودة .

(١) من نباتات الأشجار الخشبية الأمريكية وينبع العائلة البقولية Leguminosae والتي أصبح اسمها الآن Fabaceae نسبة إلى جنس الـ Fabu أى العائلة البقولية إذا ما شتق تعريبها واسم نباتها العالمى هو : Rabinia pseudoacacia نسبة إلى العالم الفرنسى Robin الذى عاش في القرن ١٦ ، ١٧ .

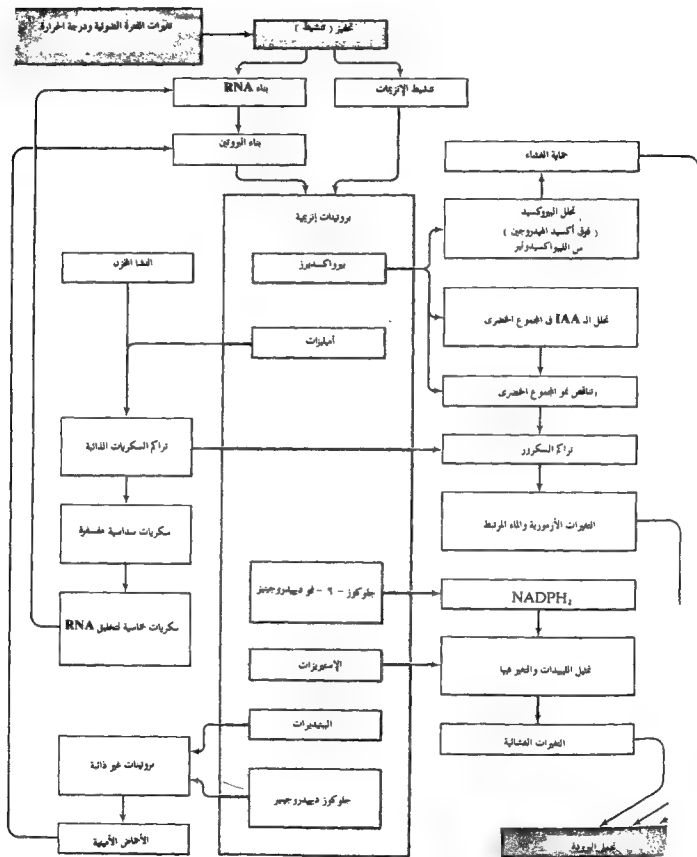
تحمل البرودة والنشاط الإنزيمى Cold Tolerance and Enzymatic Activity

الإنزيمات التى يبدو لها أن تلعب دوراً فى مقاومة وتحمل البرودة والتى رُكِّزَت عليها الدراسات هى : البير أوكسيديزات peroxidases ، والبروتيازات proteases والببتيديزات peptidases ، والإستريزات esterases والإنفرتيزات invertases ، والأميليزات amylases ، وعديد من نازعات الهيدروجين (الديهيدروجينيزات dehydrogenases . أنظر شكل ٢٢ - ٧ الذى يمثل تخطيط حديث عن معظم الإنزيمات والوقائع والعمليات الأيضية المحتملة الاشتراك فى إظهار وإنماء مقاومة وتحمل البرودة . وهذا النموذج (الموديل modil) قد طُوِّر بواسطة كراسنك وويذام وجنغ Krasnuk, Witham and Jung وذلك لإعطاء تصور عام للصور التى تختص بالعلاقة بين إنزيمات معينة والمركبات الأيضية بالنسبة لعملية مقاومة وتحمل البرودة .

وهذا التخطيط يوضح بصورة عامة عملية التحفيز التى تأخذ طريقها بعد استقبال النبات للتغيرات التى تحدث فى الفترة الضوئية وكذلك للتغيرات فى درجات حرارة البيئة . وكما ذكر فإن تفاصيل عملية التحفيز متفرقة ومتشعبة . إلا أنه طبقاً للنموذج فإن بداية عملية التحفيز تصاحب تنشيط الإنزيمات وتخليق البروتين . وتخليق البروتين يقود إلى البروتينات الإنزيمية الذائبة والتى تُصنع من الأحماض الأمينية والأخيرة ربما تنشأ من التحلل المائى للبروتينات غير الذائبة ، وهى إحدى بدايات عملية التحفيز . وسوف نرى الآن عديد من المسالك الأيضية والإنزيمات .

التحلل المائى للنشا Starch Hydrolysis

التحلل المائى للنشا واسع الانتشار فى النباتات خلال النمو عند درجات الحرارة المنخفضة ، والحرارة تتحكم فى الآلية التى تنظم التحلل المائى للنشا إلى سكر ويبدو أنها موجودة فى النباتات (4, 34, 10). وبسبب المعدل السريع لتحلل النشا خلال التعريض للحرارة المنخفضة ، فمن المحتمل أن الأميليزات amylases تنشط عند درجات حرارة التقيسة ، وهذه الإنزيمات غير فعالة تحت ظروف الصيف (10) . والسكريات الذائبة التى تنتج من تحلل النشا لا بد أن تزيد من المكونات المنتجة للطاقة أو فى زيادة إنتاج السكريات الخماسية اللازمة فى تخليق الأحماض النووية . ولا بد من وجود إنزيم ديهيدروجينيز dehydrogenase معين ويكون فعال ونشط فى هذه التحولات . وإحدى الأدوار الأكثر أهمية للسكريات هى وظيفتها وفعاليتها كمنظمات أزموزية osmoregulators . ونحن نعرف أن الماء يتحرك إلى الخلايا خلال التقسية ، ومن المحتمل



شكل ٢٢ - ٧ : العلاقة بين إنزيمات ونواتج أبطية معينة وبين عملية مقاومة التحلل للبرودة .

أن يحدث ذلك كاستجابة في زيادة تدرج انحدار الجهد المائي (سالبية أكثر) . وبدون أدنى شك ، فإن السكريات تعمل بهذا القدر كمنظمات أزموزية من جهة بالإضافة إلى كونها مركبات رابطة للماء water-binding .

الإستيريزات Esterases

يعتقد أن الإستيريزات (محلات الأحماض الدهنية) ذات أهمية في تحويلات الأحماض الدهنية والدهن والتي تحدث أثناء التقسية (19) . وقد ظهر للباحثون تغيرات كمية في الإستيريزات في نباتات الصفصاف (Salix) نامية تحت ظروف التقسية . صورة واحدة من الإستيراز على وجه الخصوص قد وجدت فقط في العينات المقساء بالبرودة (18,19) . ومن النموذج (أنظر شكل ٢٢ - ٧) ، فقد لاحظنا أن الإستيريزات ربما تؤثر على الدهن والتغيرات الغشائية اللازمة والأساسية لمقاومة وتحمل البرودة .

البيرأكسيديزات Peroxidases

هذه الإنزيمات ربما تكون هامة بصفة خاصة وذلك لأن الباحثين قد لاحظوا تغيرات في البيرأكسيديزات فيما لا يقل عن تسع أنواع نباتية مختلفة نامية تحت ظروف تقسية البرودة (43, 42, 19, 18, 14) . وكما بينا في شكل ٢٢ - ٧ هذه الإنزيمات لها أهميتها بسبب دورها في تكسير وتحلل البيروكسيد الذي يتكون داخلياً في الأنسجة والمُتولد خلال التحلل التأكسدي للبييدات lipoxidalysis والذي يعنى معاكسة سلامة وصحة وكال الأغشية وبالتالي نفاذيتها . والبيرأكسيديزات تُظهر أيضاً نشاطاً في إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) ، والذي يمكن أن يكون له تأثيرات بتخليق الـ IAA والتخليق الحيوى للجنين .

يتزايد نشاط البيرأكسيديز مع مقاومة وتحمل البرودة في كلاً من النباتات التالية : جنور الرسم الحجازى (14) ، والحى علم (السيم) (Sedum) (43) ، وميشيل (Mitchella) (43) ، والصفصاف (Salix) (18) ، والقرنفل (Dianthus) (42) وأيضاً تُظهر مستخلصات البطاطس المقاومة للبرودة والقمح والنامية تحت ظروف حرارة تربة

(١) يتبع العائلة Crassulaceae وقد يعرف بالـ Orpine انجليزياً.

(٢) يتبع العائلة Rubiaceae وقد سمي هذا الاسم نسبة إلى العالم الأمريكي النباتى John Mitchell الذى توفي

منخفضة زيادة في نشاط الـبيرأكسيديز (31) . وقد وجد روبرتس Roberts تغيرات كمية أساسية في الـبيرأكسيديزات الأنيونية anionic peroxidases في القمح النامي تحت ظروف التقيسة .

وقد وجد زيادة في نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) على الأقل في دراسة واحدة أجريت على بادرات القمح الشتوى النامية عند درجة حرارة ٢٠ م (2) . ولو كان هذا الطراز من النشاط سائداً في النباتات التى توضع تحت ظروف التقيسة ، لذلك فإنه يمكننا أن نفسر النقص في نمو المجموع الخضرى لهذه النباتات على أساس تحلل الـ IAA . والنقص في النمو الذى يعتقد أنه غير اساسى لمقاومة الحرارة المنخفضة (وذلك كما يراه جميع علماء النباتات ذو مَعْدَى من منطلق الطاقة والمركبات الأيضية والتركيب الاقتصادى .

والتعقيدات المتداخلة بين طول فترة الإضاءة اليومية ودرجة الحرارة خلال أواخر الصيف أو بداية الخريف يبدو أنها تشترك في التغيرات الأيضية الأساسية اللازمة لتحفيز مقاومة وتحمل البرودة . والأبحاث القديمة التى تناولت هذه المشكلة تضمنت الخواص الكيميوحيوية للنبات فقط عقب عملية التقيسة . وربما تتضمن الأبحاث في المستقبل ديناميكية أكثر فاعلية عن طبيعة المحفز من بداية التحفيز حتى ظهور وإثباتية مقاومة وتحمل البرودة والتى سوف تعود إلى مزيد من تفهم تفاصيل طبيعة المحفز والخواص الأيضية والمورفولوجية اللازمة والأساسية في بقاء وثبات واستمرارية مقاومة وتحمل البرودة في النباتات . والتغيرات الإنزيمية والأيضية التى ترى في النباتات والتى تظهر وتسمى مقاومة وتحمل البرودة ، تُوجَد نظاماً وشكلاً للأنواع الأخرى من الإزجاع والتوتر الذى قد يتعرض له النبات مثل الجفاف drought والأضرار والأذى الناشئ عن التلوث pollution . والتعرف على فهم جميع أنواع الإزجاع والتوتر في النباتات بدأت تلعب دوراً هاماً ومفيداً في استمرارية تنمية زراعاتنا .

الأمثلة

- ٢٢ - ١ إشرح الميكانيكية (الآلية) المحتملة لإدراك درجة الحرارة في النبات الذى له قدرة على الازتباع .
- ٢٢ - ٢ ما هو الازتباعين (الفيرنالين) ؟ هل يتسبب إلى حمض الجبريليك ؟
- ٢٢ - ٣ ما الذى يعتقد أنه المكان الأولى والأساسى للازتباع في النبات ؟ إشرح إجابتك ؟
- ٢٢ - ٤ إشرح دور حمض الجبريليك في الازتباع .
- ٢٢ - ٥ إشرح العلاقة بين معدل النمو وإظهار وإغمائية مقاومة وتحمل البرودة في النباتات .
- ٢٢ - ٦ أذكر الأدوار الرئيسية لكل من الأحماض النووية ، والبروتينات ، والكربوهيدرات ، والليبيدات في مقاومة واحتمال النباتات للبرودة .
- ٢٢ - ٧ ما أهمية زيادة تخليق البروتينات خلال الأطوار الأولى لتحفيز مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟
- ٢٢ - ٨ لماذا يكون تحلل ال IAA هاماً في إظهار وتنمية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟
- ٢٢ - ٩ هل ظهور وإغمائية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة خاصة يتم التحكم فيها وراثياً ؟ إشرح إجابتك .
- ٢٢ - ١٠ كيف يمكنك تقدير الظروف الأساسية اللازمة لاستحثاث مقاومة واحتمال النباتات للبرودة في نباتات تجريبية مختارة ؟ بين في تخطيط عام هذه الخطوات .

الفصل الثالث والعشرون



السكون

Dormancy



قرن حشيشة اللبن^(١) Milkweed pod يطلق بذوره إلى هواء الحريف البارد .

Photo by Pat Little Courtesy of Centre Daily Times, State College, Pennsylvania.

(١) نبات حشيشة اللبن Milkweed يعرف أيضاً باسم Silk weed أى حشيشة الحرير واسم الجنس العلمي Asclepias، ويصنع العائلة Asclepiadaceae والتي تعرف باسم Milk weed Family أى عائلة حشيشة اللبن وقد يعرف اسم النبات بأسكليبيس ذلك النبات منتج للعصير النباتي الذي يعطى البلور - وتلك النباتات تفرز اللبن النباتي ومن هنا الافرأز استمدت اسمها .



نحن نرى ونتخيل دائماً التشكل المورفولوجي للنبات ونموه كعملية مستمرة ابتداءً من الإنبات مروراً خلال الإزهار وينتهي بموت النبات ، تلك هى دورات حياة جميع النباتات والتي غالباً ما تتميز بتغيرات يتوقف فيها النمو مؤقتاً ، حيث تصبح تلك النباتات ساكنة *quiescent* ، إلا أنها مستمرة فى الحياة - ولكن نشاطها الأيضى الحيوى يكون فى أدنى معدلاته للدرجة أنه لا يمكن قياس هذا المعدل من النشاط الحيوى . تدخل النباتات أو أجزاء منها إلى حالة من [النشاط المؤجل] أو « النشاط المُعطل » ، وثَقَهُم هذه الظاهرة يكون ذا أهمية عظيمة بالنسب لنا فى مجال الزراعة ، وفى مجالات أخرى تتضمن « مدى واتساع حركة انتقال » *space travel* النباتات .

يستخدم علماء النبات فى العادة إصطلاح [السكون] *"dormancy"* لوصف توقف النمو وإغاثية البذور (الأجنة - *embryos*) ، والبراعم *buds* وأعضاء نباتية أخرى تحت ظروف مواتية للنمو . ربما يتوقف النمو أيضاً نتيجة للظروف البيئية المعاكسة ، فالبذور على سبيل المثال لا تنبت تحت الظروف الجافة ، ولكنها تنبت فى الحال لو تشربت الماء . ربما يحدث التوقف عن النمو أيضاً بسبب وجود تركيز من مثبطات النمو ، أو قد يتوقف النمو بسبب وجود عامل ميكانيكى كوجود تراكيب مغلفة قوية متينة والتي لا تسمح بتمدد الجنين . وجود أغشية أو أغطية للبذور غير منفذة للماء أو الأوكسجين يمكن أن تجعل النمو فى حالة توقف تام . وأخيراً فالعديد من البذور والبراعم قد تحتاج إلى ظروف خاصة من الضوء والحرارة ، فخاصية السكون والتساقط لنباتات المنطقة المعتدلة الشمالية تمثل أمثلة جيدة لتنظيم النمو بالتأقت الضوئى والحرارة .

هناك تمييز بين توقف النمو الناشئ عن نقص إحدى العوامل البيئية الخارجية الضرورية للنمو « مثلاً الماء » وبين توقف النمو الناشئ عن العوامل الداخلية المحددة . توقف النمو الناشئ عن نقص بعض العوامل الضرورية البيئية الخارجية يطلق عليه اسم الخمود *quiescence* ^(١) ، إلا أنه كما ذكرنا من قبل فإن العديد من البذور والبراعم تكون غير قادرة على النمو بالرغم من إمدادها بالماء وذلك بسبب المُحيِّدات الداخلية *internal limitation* ، تلك الحالة الذى يُطلق عليها السكون *dormancy* (أو طور الراحة *rest stage*) ، ولما كانت النتيجة فى كلتا الحالتين أى فى كل من السكون الناشئ عن

(١) بالطبع نصف الكرة الشمالى بمفظة عامة .

(٢) *Quiescence* مرادف لكلمة *Dormancy*

العوامل الخارجية والعوامل الداخلية المحددة ، لذلك فإننا سوف نجمع بين الحالتين تحت التعبير العام [السكون] "Dormancy" .

التغيرات الموسمية في المناطق المعتدلة تقع في مدى حرارى يقترب من ٣٨° م في منتصف الصيف إلى أقل من التجمد في منتصف الشتاء . وبالتأكيد معظم النباتات لا تستطيع البقاء على قيد الحياة تحت ظروف حرارة الشتاء الباردة في حالة خضرية أو في حالة زهرية^(١) . لذلك فإن العديد من النباتات تدخل بذورها وبراعمها في حالة سكون في بداية الشتاء البارد ، وبالتالي تسمح تلك الحالة للنباتات بالمرور خلال الشتاء بالقليل أو بدون أى ضرر عليها . على سبيل المثال ، في مناطق الحبوب لكل من الولايات المتحدة وكندا ، فإن الإصابة بالشوفان البرى (حشيشة خطيرة) wild oat^(٢) المزعة للمزارعين تعتبر من المشكلات الخطيرة وذلك بسبب قدرة الحبوب للعيش والبقاء في الشتاء القارص في حالة سكون ثم تنبت في الربيع التالى . وعلى النقيض من ذلك فإن العديد من بذور الحشائش الضارة لها فترة سكون وجيزة حيث تنبت في الخريف "fall" حيث تقتل في الشتاء القارص الشائع في المناطق الشمالية والغرب الأوسط^(٣) .

أهمية السكون للنباتات في المناطق الجافة القاحلة قد ظهر أخيراً ، فمن الملامم جداً لتلك النباتات أن يتم الإنبات والنمو خلال فترات سقوط الأمطار القصيرة نسبياً في تلك المناطق^(٤) ، فالبنور التي تظل في حيويتها ولكن ساكنة (لا تنبت) لها فرصة جيدة جداً للبقاء . فقد وجدنا مثلاً جيداً لأهمية السكون في تكييف وأقلمة النبات للمناطق الجافة القاحلة في الشجيرة الصحراوية المعروفة بالجوايول guayule^(٥) . وفي هذا النبات توجد

(١) أى لا تكون في حالة نشاط إنمائي.

(٢) إسمها العلمى E. (Avena fatua) تلك من الحشائش التي تنمو أيضاً في مناطق الحبوب العربية وقد تعرف هذه الحشيشة في مصر باسم الزمير وقد تعرف باسم قرطمان أو شعير خرطال في بعض البلدان العربية - بالطبع تختلف السلالات في هذا النبات البرى بين البلدان المختلفة ودور السكون هذا غير مدروس بين السلالات العربية البرية .

(٣) بالطبع يتحدث عن الولايات المتحدة الأمريكية - والشتاء القارص في الوطن العربى يوجد في العديد من البلدان خاصة في كل من سوريا ولبنان وإمجال العراق خاصة المناطق المرتفعة - كما أن ليالى الشتاء في الوطن العربى ذات المناخ القارى « الصحراوية » شديدة وقارصة البرودة . والعديد من نباتات المنطقة العربية ذات سكون غير مدروس .

(٤) ما أكثر هذه المناطق في الوطن العربى .

(٥) الجوايول هو نوع من الأقحوان يتبع العائلة المركبة Compositae اسمه العلمى (Parthenium argentatum) استخدم منذ عام ١٩١٠ كمصدر ثانوى للمطاط ، يمكن أن ينمو اقتصادياً في العديد من المناطق العربية .

ما يشبه العُصافة chaff تغطي البذرة محتوية على مُثبط للنمو والتي تُسبب بقاء البذرة في حالة سُكون^(١) . إلا أنه مع سقوط الأمطار الغزيرة فإنه يحدث تخفيض كافٍ لُمُثبط النمو هذا مما يسمح بحدوث الإنبات .

بينما نتحدث عن دور السكون النافع والمفيد للنباتات فلا بد أن نذكر في هذا المقام أيضاً كيف أن أغطية البذور الغير منفذة للماء فعالة في المساعدة على بقاء النوع من الفناء . فبعض أنواع العليق Convolvulus والتي تنمو في المناطق الجافة لها هذا الطراز من غطاء البذرة ، ولكي تتشرب هذه البذور الماء وتنبت فلا بد لغطاء البذور من أن يتحطم ميكانيكياً . إلا أن نفاذيتها للماء يحدث بالتدرج على طول فترة زمنية طويلة . والميزة هنا هي أن البذور لا تنبت في وقت واحد ، حيث أن عدداً معيناً ينبت كل عام ، لذلك فمن المستحيل جوهرياً أن يفنى أو يباد النوع كله خلال فترة طور البادرة الضعيفة والذي يرجع إلى بعض العوامل البيئية المعاكسة والغير ملائمة لبقاء البادرات .

السكون في النباتات مُلائماً أو غير مُلائم للإنسان . ففترة السكون المؤقت التي تظهر بين العديد من الحبوب النجيلية تسمح بحصادها وبتخزينها الجاف وبالتالي إستخدامها كغذاء . وخلافاً لذلك هذه الحبوب يمكن أن تنبت ولا يمكن إستخدامها . إلا أن قابلية بذور حشائش معينة للبقاء ساكنة لعدة سنين في التربة تعتبر غير ملائمة بالمرءة . خلال الحرث ينكسر (يزال) السكون للعديد من هذه البذور وبالتالي تتنافس تلك الحشائش مع المحاصيل الإقتصادية في نفس المساحة . واستئصال eradication أو حتى مقاومة العديد من هذه الحشائش يكون مستحيلاً وذلك لأنه من المستحيل أن توجد جميعها في مرحلة البادرة الضعيفة أو في الحالة الخضرية . وبالرغم من أن البعض يبدأ في الإنبات بالإضطرابات التي تحدث في التربة نتيجة الحرث ، إلا أنه دائماً يظل البعض في حالة سُكون في التربة . وبذلك فإن المزارعين كل عام يقعون في نفس المشكلة وهي إنبات بعض وليس كل بذور الحشائش . ففي إمكانهم تدمير تلك التي تنبت ولكنهم دائماً لا يستطيعون مقاومة تلك التي ترقد ساكنة في التربة .

(١) يوجد العديد من البذور التي تغطي بطبقات من مواد محتوية على مضطبات للإنبات خاصة في بذور الثمار الصبوية فبذرة الطماطم داخل الثمرة يحيط بها مادة هلامية تحوى على مضط للنبو يمنع إنبات البذرة داخل الثمرة ولا تنبت البذرة إلا بعد إزالة وغسل هذه الطبقة .

سكون البذرة والإنبات Seed Dormancy and Germination

يمكننا تعريف عملية الإنبات بأنها الخطوات المتتابعة التي تبدأ بامتصاص البذرة للماء والتي تقود إلى تمزق غطاء البذرة بيزوغ الجنين (radicle - الجنين - embryonic root) أو بيزوغ المجموع الخضري Shoot^(١). ويصاحب تلك المظاهر المورفولوجية إنقسام وإستطالة وزيادة الخلايا مع زيادة النشاط الحيوى الأيضى (هضم الغذاء وتمثيله على سبيل المثال). وبالرغم من أن تلك العمليات تبدأ قبل فترة من تمزق غلاف البذرة إلا أننا نحدد حدوث الإنبات المرئى فى العادة بإدراك بيزوغ الجنين. دعنا نتناول العوامل المختلفة المسببة للسكون والطرق المختلفة لكسر هذا السكون.

غياب بعض العوامل الخارجية التي تعتبر ضرورية للعملية والتي تسبب تثبيط إنبات البذور، وبالتالي فإن غياب كلاً من الماء ودرجات الحرارة المناسبة أو مخلوط الغازات المناسب كل ذلك يُثبط الإنبات. إلا أن العديد من البذور ربما لا تثبت بالرغم من تعرضها لظروف بيئية تعتبر مثالية للإنبات وقد يرجع ذلك لوجود عوامل ترتبط بالدور نفسها. تلك العوامل قد تكون: صلابة غطاء البذرة hard seed coat، وهذا الغطاء قد يكون غير منفذ للماء أو الغازات أو لكليهما معاً، أو أن هذا الغطاء قد يكون الصلابة بمكان بحيث أنه يقاوم فيزيقياً تمدد الجنين النامى ويمنع إحتراقه لهذا الغطاء، أو عدم نضج الجنين immature embryo، والإحتياج إلى فترة ما بعد النضج a need for after ripening، والإحتياج إلى ضوء معين specific light requirement، والإحتياج إلى درجات حرارة معينة specific temperature requirement، أو وجود مادة مُثبطة للإنبات.

غطاء البذرة الصلب Hard Seed Coat

يعتبر غطاء البذرة الصلب واحداً من العوامل الأكثر شيوعاً المصاحبة لسكون البذرة. ويمكن أن يكون غطاء البذرة الصلب هذا مسؤولاً عن سكون البذرة من خلال منع إمتصاص الماء ومنع تبادل الغازات خاصة إمتصاص الأوكسجين بالإضافة إلى المقاومة الميكانيكية للتمو الجنين.

(١) يقصد بها هنا المجموع الخضري الجنيني embryonic shoot - الريشة أو غمد الريشة أو الفلقات حسب نوعية الإنبات وتتابعه.

منع امتصاص الماء Inhibition of water absorption : العديد من النباتات قد تنتج بنوراً لها غطاء بذرة صلب غير منفذ للماء ، وتتضمن العائلة البقولية أكثر الأنواع في هذا الشأن (14) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن بذور العديد من أفرادها لها غطاء شمعي خارجي (25) ، بعض هذه البذور في جملتها غير منفذ للماء^(١) . عامل الصلابة في غطاء البذور خاصية وراثية بالدرجة الأولى ، إلا أنه في حالة واحدة على الأقل قد ثبت أن العوامل البيئية قد تسبب صلابة غطاء البذرة ، حيث لاحظ كروكر Crocker (6) أن بذور البرسيم الأبيض الحلو white sweet clover يكون غطاؤها صلباً عندما تنضج البذرة خلال الجو الحار والجو الجاف ، ولكنه يكون ليناً Soft عندما تنضج البذور خلال الجو المطير .

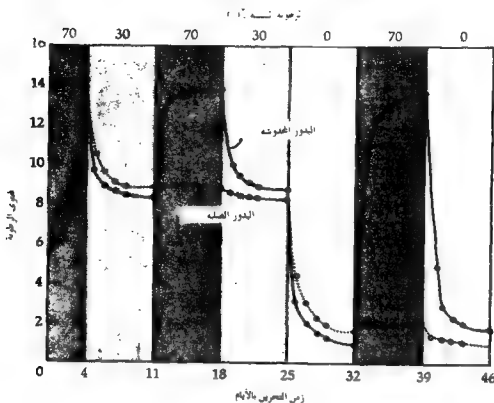
في دراسة لهايدى Hyde (21) تناولت بعض البذور البقولية ، حيث شرح ميكانيكية شقيقة عن التحكم في دخول الماء إلى البذرة . ففي بذور بعض البقوليات (مثل الترمس شبه الشجري (Lupinus arboreus)^(٢)) يدخل الماء فقط من خلال السرة hilum فقد وجد هايدى أن امتصاص هذه البذور للماء يُنظَّم بواسطة نسيج هجروسكوبي Hygroscopic يُكوِّن « شق » (أو فتحة) السرة . وعندما تكون الرطوبة النسبية عالية ، فإن هذا النسيج ينتفخ ويسد فتحة السرة ويمنع إمتصاص الماء ، وعندما تكون الرطوبة النسبية مُنخفضة فإن « شق » أو فتحة السرة تُفتح وتسمح للبذور بالجفاف .

يمكن أن نؤكد أن تحفيف البذرة يعتبر نتيجة مؤكدة تحت هذه الظروف بواسطة قياس مُحتوى الرطوبة للبذور المخدوشة وغير المخدوشة scarified and unscarified seeds للبرسيم الأبيض white clover بعد وضعها تحت ظروف معدلات رطوبة نسبية مختلفة . وكما سنرى فيما بعد ، فإن البذور المخدوشة هي تلك البذور التي فيها أغطية البذور قد عُولجت لتسمح بنفاذ الماء والغازات . وبذور البرسيم الأبيض تحتوى على نفس طراز الميكانيكية للتحكم في إمتصاص الماء كما هو الحال في بذور الترمس العملاق . شكل (٢٣ - ١) يوضح أن محتوى الرطوبة للبذور غير المخدوشة للبرسيم الأبيض لا ترتفع عندما تنقل البذور من رطوبة نسبية منخفضة إلى رطوبة نسبية عالية ، ودائماً تنخفض عندما تُنقل من رطوبة نسبية عالية إلى رطوبة نسبية مُنخفضة . مُحتوى الرطوبة للبذور

(١) أى البذور ذات الغطاء الصلب والبذور ذات الغطاء الشمعي .

(٢) نوع من الترمس العملاق .

المخلوطة على النقيض من ذلك حيث تزداد وتنقص نسبياً بمعاملات الرطوبة كما لا بد أن نتوقعه للبذرة المنفذة للماء .



شكل ٢٣ - ١ : الصورات في محوى بذور الرسم الأبيض من الرطوبة تعاقب نقلها إلى غرف ذات معدلات مختلفة من الرطوبة النسبية .

E.O. Hyde. 1954 Ann. Bot. 18 : 241

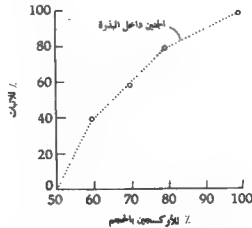
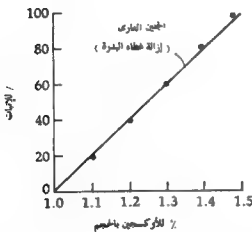
عن :

منع إمتصاص الغاز **Inhibition of gas absorption** : العديد من البذور المنفذة للماء غير منفذة للغازات (25) . فقد وجدنا المثل الكلاسيكي لهذا الطراز من عدم النفاذية في « الشبيط »^(١) *(Xanthium) Cocklebur* . في الثمرة الحشنة *burr* لنبات الشبيط يوجد بذرتان واحدة تحمل علوياً على الثمرة الحشنة تُسمى البذرة العلوية ، والثانية تُحمل سقلياً على الثمرة الحشنة تُسمى البذرة السفلى .

(١) إحدى الحشائش الصغية التي غالباً ما تنمو في حقول القطن في مصر وربما توجد في بعض الدول العربية واسمها العربي يدل على وجود زوائد مغلقة للثمار تتعلق بالأجسام وهي إحدى وسائل إنتشار البذور والثمار . هذا النبات ينتمي العائلة المركبة *Compositae* يوجد من هذا الجنس ثلاثة أنواع على الأقل تنمو برياً في مصر .

وجد كروكر (6) Croker أن غطاءً كلاً من البذرتين منفذاً للماء . والبذرة السفلى تنبت تحت الظروف الطبيعية العادية من الرطوبة والحرارة ولكن البذرة العلوية لا تنبت تحت هذه الظروف الطبيعية ما لم تُثَقَّبْ أو يُزال غطاء (أو غلاف) البذرة . إلا أن البذرة العلوية عندما توضع تحت ظروف من الأوكسجين المرتفع فإنها تنبت في الحال . وقد استنتج كروكر Croker أن غلاف البذرة العلوية يحّد من إمداد الجنين بالأوكسجين حيث أن الإحتياج الأدنى من الأوكسجين اللازم لعملية الإنبات لا يصل إلى هذا الجنين ، وأن وضع البذرة تحت ظروف تركيز مرتفع من الأوكسجين يساعد ويعمل على إمداد الجنين بهذا الحد الأدنى اللازم للإنبات .

الدراسات التي قام بها شُلْ Shull (36, 37) وثورنتون Thornton (39) قد أيدت ملاحظات كروكر ، حيث لاحظ هذان الباحثان أن كلاً من أجنة البذور العلوية والسفلية المنزوعة من بذورها (أى العارية . naked embryos) لها إحتياجات أقل بكثير من الأوكسجين عن تلك الأجنة التي توجد داخل بذورها ، وعندما تزداد درجات الحرارة فإن إحتياجات الأوكسجين لهذه الأجنة تتناقص ، حيث يحتاج الجنين العادي للبذرة العلوية إلى ١,٥ ٪ أوكسجين عند درجة حرارة ٢١ م بينما تكون هذه النسبة ٠,٩ ٪ فقط عند ٣٠ م لكي تكون نسبة الإنبات ١٠٠ ٪ . عند ترك البذرة العلوية كاملة أى دون نزع جنينها من داخلها فإن إحتياجاتها من الأوكسجين لكي تنبت يزداد



شكل ٢٣ - ٢ : تأثير الأوكسجين على إنبات البذرة العلوية للشعير . تحت ظروف درجة الحرارة ٢١ م . لاحظ الإختلاف الآتين للاحتياج إلى الأوكسجين للإنبات بين الجنين العاري (أى المنزوع من البذرة) وبين البذور الكاملة (أى غير المنزوع منها الجنين الذى يوجد داخل البذرة) .

بلدرجة ملحوظة ، حيث تحتاج إلى أوكسجين نقي (أى ١٠٠٪ أوكسجين) عند درجة ٥٢١ م ، و ٨٠٪ أوكسجين عند درجة ٥٣٠ م لإعطاء نسبة إنبات ١٠٠٪ . شكل (٢٣ - ٢) يوضح بعض نتائج ثورنتون . ونحن لا نعرف حتى الآن هل أن توقف إمداد الجنين بالأكسجين الذى يسببه غطاء البذرة يعوق النشاط الأيضى إلى درجة توقف الإنبات أو أن التركيز العالى من الأوكسجين له وظيفة أخرى تُحفز الإنبات . قد أوضح وارينج وفودا Wareing and Foda (53) أن الإمداد العالى من الأوكسجين يسبب أكسدة مبسط يوجد في البذرة العلوية وبالتالي يسمح بالإنبات .

المقاومة الميكانيكية لنمو الجنين Mechanical restriction of embryo growth : غلاف

البذرة قد يكون منفذاً لكل من الأوكسجين والماء إلا أن البنور لا تزال في حالة سكون وذلك بسبب المقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة لنمو الجنين . على سبيل المثال حشيشة الخنزير^(١) (pigweed (Amaranthus retroflexus) لها غلاف بذرة منفذ للأوكسجين والماء ولكنه من القوة بحيث أنه يقاوم تمدد وخروج الجنين (26) ، وربما تظل هذه البنور ساكنة في بعض الأحيان ولكنها تحتفظ بحيويتها لعدة سنوات .

والسكون وطرق التخزين قد تمد حيوية البنور لمدة قد تطول إلى ١٠٠٠٠ سنة . فقد لوحظ أن البذور الجافة قد تظل في التربة لمدة ٣١ سنة وتظل بحيويتها ، وفي التخزين المعمل الجاف قد تصل لمائة عام ، أما في المستنقعات العضوية والتربة المجمدة فتعيش أطول من ذلك بكثير .

التخديش^(٢) Scarification : حيث أن الإنبات يُبسط بالمقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة أو عدم نفاذية هذا الغلاف للماء والأوكسجين ، فإن السكون ربما يُكسر بتخديش غلاف البذرة . وهذا الإصطلاح (التخديش scarification) يُطلق على أى طريقة تُعيد إلى غطاء البذرة نفاذيته للماء والأوكسجين أو تمزق غطاء البذرة ليسمح للجنين بالتقدم والنمو

(١) إحدى حشائش أمهكا الشمالية وقد سجل وجوده في مصر لكن دون تحديد منطقة تواجده يتبع العائلة

• Amaranthaceae

(٢) المقصود من هذه العملية هو إضعاف غلاف البذرة الصلب وعمل خلوش به .

ولا يُعَمِّقُهُ فيزيقياً . هذه العملية يمكن إجراؤها في المعمل بسحج « أى بالكشط - أو السنفرة abrasion أو بتقطيع Cutting غلاف البذرة أو بالمعاملة الكيميائية . عملية التخديش هذه يمكن تقسيمها على وجه التقريب إلى : التخديش الميكانيكى والتخديش الكيميائى .

التخديش الميكانيكى للبذور ذات الغطاء الصلب ما هى إلا أى معاملة للبذور تؤدى إلى إحداث تشققات أو إحداث خدوش أو تضعف من صلابة غطاء البذرة ، مثل رَجْج (shaking) البذور مع بعض مواد السَّحْج « مثل الرمل » أو إحداث شقوق في الغطاء باستخدام السكين ومثل هذه المعاملات تؤدى إلى تحفيز الإنبات بتقليل مقاومة البذرة لإمتصاص الماء أو الأوكسجين ، وتسمح بتمدد الجنين النامي .

التخديش الكيميائى هو أيضاً طريقة مؤثرة لكسر السكون الناشئ عن صلابة غطاء البذرة . فغمس البذور في حمض قوى مثل حمض الكبريتيك أو المُنْدِيبات العضوية مثل الأسيتون أو الكحول ثم الغسيل الجيد للبذور بالماء يمكن أن يكسر هذا الطراز من السكون . وحتى الماء المغلى يمكن أن يكون معاملة ناجحة في هذا الشأن . وكما هو الحال في التخديش الميكانيكى فإن التخديش الكيميائى يكسر السكون بإضعاف غطاء البذرة أو بإذابة المواد الشمعية التى تعوق نفاذية الغطاء للماء .

تم هذه العملية طبيعياً بالظروف الحامضية والنظم الإنزيمية التى توجد في الأجهزة الهاضمة digestive tracts للطيور والحيوانات الأخرى^(١) كما تم هذه العملية طبيعياً بالتغيرات الفجائية في الحرارة وبتأثير الفطريات والكائنات الدقيقة الأخرى . وفي بعض بقاع العالم فإن بذور معينة تحتاج إلى النار للتخديش . هذه البذور لها حدة تنافسية competitive edge في الحال بعد التعرية denudation للمساحات الخضراء الكثيفة .

الجنين غير الناضج Immature Embryo

ربما يرجع عجز البذرة عن الإنبات للإثمائية الجزئية أو التطور الجزئى للجنين (أى أن الجنين غير تام النمو) ، وسوف يحدث الإنبات فقط عندما تكتمل إثمائية وتطور هذا

(١) بالطبع تلك الطيور والحيوانات التى تغذى على مثل هذه البذور أو الثمار التى لها غطاء بذرة صلب وتخرج مع براز تلك الحيوانات وهى إحدى وسائل انتشار البذور وتكسر طور السكون الناشئ عن صلابة غطاء البذرة .

الجنين ، وقد تحدث إنمائية وتطور الجنين خلال أو قبل عملية الإنبات (25) . والسكون الناشئ عن عدم نضج الجنين ربما يوجد بين أفراد العائلة الأركيدية Orchidaceae والبالوكية Orobancheae بالإضافة إلى بعض أنواع لسان العصفور (Fraxinus) والرننكيل^(١) (Ranunculus). والسكون الذى يرجع إلى عدم نضج الأجنة يمكن كسره فقط بالسماح للجنين بإكمال إنمائيته وتطوره داخل البذرة فى الظروف البيئية المفضلة للإنبات .

Afterripening and Stratification

فترة ما بعد النضج والتضيد^(٢)

عدد كبير من النباتات تنتج بذوراً لا تستطيع الإنبات فى الحال ولكن تستطيع ذلك بعد فترة من الزمن تحت الظروف العادية للإنبات . ولكى ينبت هذا الطراز من البذور فلا بد أن تمر فترة ما بعد النضج afterripening (لإنماء تطور الجنين) . فترة ما بعد النضج تحدث فى الطبيعة خلال الفترة بين تساقط البذرة إلى التربة فى الخريف وإنباتها فى الربيع ، وخلال هذه الفترة تغطى البذور بالمخلفات العضوية فى الغالب ، وتلوج الشتاء .

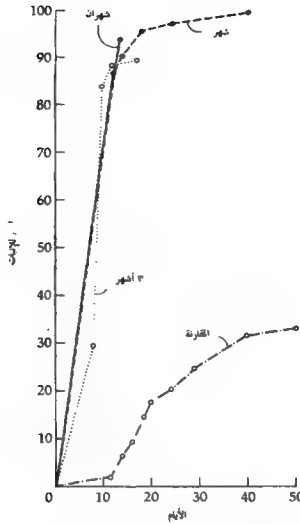
فترة ما بعد النضج تحدث فى بعض الأنواع خلال التخزين الجاف ، أما فى البعض الآخر خلال الحرارة المنخفضة والرطوبة - تلك العملية التى تعرف بالتضيد . والتضيد (الكمر) الطبيعى يحدث عندما تسقط البذور فى الخريف وتغطى بالتربة الباردة والمخلفات (العضوية) والتلوج . وقد تعلمنا من الطبيعة أمثلة للتضيد وقد طورنا هذه الطرق واستبطلت طرق تضيد صناعى جيدة ، وفى التضيد (الكمر) الصناعى توضع طبقات من البذور تتبادل مع طبقات من الإسفنج المُرطب^(٣) moistened sphagnum أو الرمل أو أى مادة مناسبة أخرى ، ثم تُخزن تحت درجات حرارة منخفضة ، تأثير التضيد الصناعى على إنبات الصنوبر الصلب (Pinus rigida) يمكن أن ترى فى شكل ٢٣ - ٣ .

(١) ينتمى هذا الجنس العائلة الشقيقية Ranunculaceae ويوجد العديد من أنواعه كحشائش وقد تعرف أحياناً باسم الزولنتة بين المزارعين وقد تعرف عربياً أيضاً باسم الشقيق وبعض هذه الأنواع تنمو برىاً فى مصر .

(٢) كلمة التضيد تنمى وضع طبقة فوق طبقة وهذه الكلمة تعرف بالكمر بين المزارعين .

(٣) يرى العديد من الباحثين أن الجنين غير الفاضح ما هو إلا جنين ناقص التكوين أو الجنين المحتاج إلى فترة ما بعد النضج فهو مكتمل النمو المورفولوجى ، وغير مكتمل فسيولوجياً .

(٤) المخلفات العضوية للعديد من النباتات خاصة أنواع خاصة من الحزازيات Mosses يعرفها البستانيون جيداً .



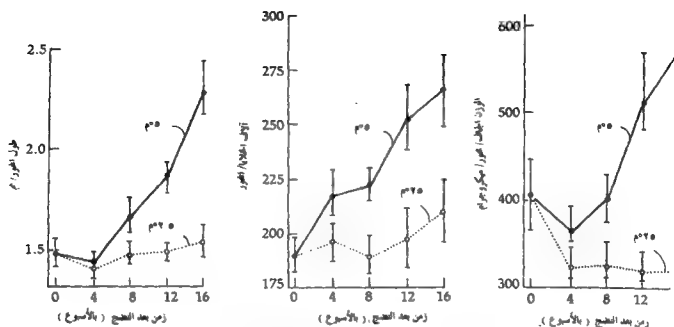
شكل ٢٣ - ٣ : تأثير التضييد الصناعي (الكمر الصناعي) عند درجة ٥٥°م لمدة ١ و ٢ و ٣ أشهر على إنبات بذور الصنوبر الصلب (*Pinus rigida*) .

W. Crocker, 1948, Growth of Plants, New York : Reinhold.

عن |

العديد من الباحثين الذين يُرجِعُونَ فترة ما بعد النضج إلى السكون أو فترة الراحة، إلا أنهم يصرون على أن شيئاً ما لا يحدث داخل الجنين خلال هذه الفترة . إلا أن العديد من الدراسات قد أوضحت نشاطاً فسيولوجياً مميزاً يمكن أن يلاحظ خلال تلك الفترة (29, 31) . شكل ٢٣ - ٤ يوضح تأثير ما بعد النضج والحرارة على نمو محور جنين بذور الكرز cherry . خلال هذه الفترة يحدث انتقال واسع للمركبات من الخلايا المخزنة إلى الجنين ، ويتراكم السكر ويحدث هضم مختلف الدهون المخزنة .

وعملية التضييد (الكمر) ربما تؤثر في اختفاء المثبطات وبناء منشطات النمو مثل الجبريلينات والسيتوكينينات gibberellins & cytokinins . وبالتأكيد تغيرات متعددة في مستويات والتحويلات الداخلية للمواد الغذائية تأخذ طريقها خلال تلك الفترة .



شكل ٢٣ - ٤ : تأثير زمن ما بعد النضج والحرارة على النمو والوزن الجاف للمحور الجنيني لبذور الكريز .

B.M. Pollock and H. Olney. 1959. Plant Physiol.-34:131.

عن :

الإحتياجات الضوئية للإنبات Light Requirements for Germination

فيما يختص بالإنبات ، فإن البذور تتباين بوضوح في استجابتها للضوء . بعض البذور لها إحتياج مطلق وتام للضوء لكي تنبت . في بعض البذور الأخرى فإن تعريضها للضوء يمنع ويثبط إنباتها . في البعض الآخر ، فإن الإنبات يكون مصاحباً للإستجابة للفترة الضوء تعاقبية - أى تعاقب فترات النهار والظلام . وتحديد أو تقدير إحتياجات البذرة للضوء من التعقيد بمكان - ففي الحقيقة فإن الحرارة ربما تتداخل وتتفاعل مع فعل الضوء في إنبات البذرة .

وكما هو الحال في معظم الدراسات التي تتضمن الضوء كعامل مُحفز ، فإن التجارب العديدة قد تناولت بقدر كافٍ التأثير الأكثر لطول الموجات الضوئية . وقد لوحظ من قبل أن الضوء (الأحمر - والأحمر البعيد) يعمل من خلال الفيتوكروم في تنظيم الإنبات في بذور الخس (صنف جراند رابيدز Grand Rapids) . ^(١) إلا أننا لم نذكر تأثير زمن تشرب الماء قبل المعاملة بالضوء وتغيرات الحرارة على إنبات بذور الخس من هذا الصنف .

(١) إسم هذا الصنف إذا ما قدر له أن يترجم عربياً هو « الكبير السريع » .

وجد بورثويك وزملائه Borthwick and Colleagues (4,5) أن استجابة بذور الخس للضوء تتأثر وتتغير بكمية الزمن الذي يُسمح فيها للبذور بتشرب الماء قبل التعريض . تشجيع الضوء الأحمر للإنبات يزداد مع وقت التعريض لتشرب الماء حتى عشر ساعات ، وعند هذه النقطة تصل إلى الذروة القصوى . إلا أنه إذا سمح للبذور بتشرب الماء لأكثر من عشرين ساعة فإن الاستجابة للإنبات تفشل . وعلى النقيض من ذلك ، فالتأثير المُثبط للإشعاع الأحمر البعيد له ميل للتناقص كلما زاد زمن التشرب حتى عشر ساعات . مع استيقاء هذا التناقض ، فإن حساسية بذور الخس للإشعاع الأحمر البعيد تزداد عندما تشرب البذور الماء لأكثر من عشرين ساعة .

تأثيرات الحرارة على الإنبات Effects of Temperature on Germination

التحكم الضوئي في إنبات البذور في العديد من الحالات مرتبط بالحرارة كما هو واضح من البيانات في جدول ٢٣ - ١ ، والتي توضح تناقص في الحساسية إلى الضوء بذلك بالزيادة في درجة الحرارة فوق ٢٥° م (42) .

جدول ٢٣ - ١ : تأثير الحرارة على التحكم الضوئي في إنبات البذرة لهتفين من بذور الخس بعد التعرض للضوء الأحمر أو الإزلام . والصفان هما وايت بوسون White Boston ، جراند رابلز Grand Rapids

البذور المسببة تحت ظروف الإنبات (١)		
أصناف ودرجة حرارة الإنبات (° م)	أحمر	إزلام
وايت بوسون		
10	99	95
15	99	78
20	98	57
25	1	0
جراند رابلز		
15	94	52
20	96	40
25	96	10
30	1	0

مثالاً آخر أكثر تعقيداً عن التفاعل المشترك للحرارة والضوء يمكن أن يوجد في إنبات بذور حشيشة الفلفل^(١) pepper grass (*Lepidium virginicum*). يصل الإنبات إلى أقصى معدلاته لو حفظت البذور تحت درجات تبريد قبل تشعيها بالضوء الأحمر وعند درجات الحرارة المرتفعة لفترة زمنية بعد تشعيها (46). وجدول ٢٣ - ٢ يوضح هذه العلاقة.

جدول ٢٣ - ٢ : التفاعل البادئ بين الضوء والحرارة في إنبات بذور حشيشة الفلفل . تم تشيع البذور بالضوء الأحمر في المنطقة ما بين ٥٨٠٠ إلى ٧٠٠٠ أنجستروم .

(الإنبات)			
البذور غير المشعة	البذور المشعة	الحرارة في اليوم الثالث إلى السادس (°م)	الحرارة في اليومين الأوليين (°م)
9	37	15	15
0	41	25	25
0	92	25	15
0	32	15	25

مصدره عن : Source: From E.H. Toole et al. 1955. photocontrol of (*Lepidium*) seed germination. Plant Physiol. 30:15

في شرح إنبات بذور الأنواع المختلفة فقد رأينا أهمية الحرارة في إطالة أو كسر السكون . وتحتاج عديد من البذور فترة من التبريد الشديد تحت ظروف رطبة قبل أن يأخذ الإنبات المناسب والكافي طريقه . في الطبيعة والتنضيد الصناعي هذا الإحتياج مُرضى وكافٍ . وبعد كفاية متطلبات البرودة فإن الإنبات في معظم الحالات يأخذ طريقه بكفاءة عالية عند درجة حرارة حوالى ٢٠ °م .

(١) يتبع العائلة الصليبية cruciferae - لا يوجد هذا النوع في مصر إلا أن هناك أنواع أخرى منه تنمو برياً كحشائش منها ما يعرف باسم الحارة أو حب الرشاد أو الكبير أو الجنب أو الرشاد أو اللبنة والنوع المصرى يتبع (*L. sativum*).

في بعض البنور ، تتعدل وتتحور إحتياجات البذرة للبرودة بعمر البذرة . على سبيل المثال بذور الخردل الهندي^(١) (*Brassica juncea*) تحتاج إلى برودة بعد الحصاد مباشرة وتنبت ٩٧٪ من البنور عند درجة حرارة ١٠°م أو ١٥°م . إلا أنه بعد ثلاثة أسابيع فإن ٩٥٪ من البنور تنبت عند ٢٥°م . وحساسية البنور للحرارة العالية تتباين بشدة . ففي البعض يمكن أن تطول لمدة كبيرة ، وفي البعض الآخر - على سبيل المثال الخردل الهندي (*Brassica juncea*) تفقد هذه الحساسية في ثلاثة أسابيع .

في العديد من البنور التبادل التفرى في الحرارة يعطى أقصى إنبات . ففي بعض الحالات ، كما هو الحال في حشيشة (جازون) (*Poa pratensis*) ، فالتبادل بين درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة والمعادة عدة مرات تعطي أفضل نتائج الإنبات . على سبيل المثال ، التبادل المفرد من ١٥°م إلى ٢٥°م المرتبط مع المعاملة الضوئية لبذور حشيشة الفلفل يمكن أن تزيد معنوياً الإنبات (أنظر جدول ٢٣ - ٣) .

درجات الحرارة المنخفضة تحفز وتُشجع إنبات بذور الخس (صنف جراند رابلز) ذات الحساسية الضوئية ، والحرارة المرتفعة تثبطها . الحرارة المنخفضة يمكن أن تحل محل التأثير المشجع للضوء الأحمر لبذور الخس الحساسة ضوئياً (22) . التأثير المشجع للحرارة المنخفضة على إنبات بذور الخس أقل كفاءة فيما يخص الزمن عن تلك للتأثير المشجع للضوء الأحمر . لا بد أن نعي جيداً من جدول ٢٣ - ٣ أن التشجيع بالأحمر البعيد لا يمكن أن يصاد (أو يعاكس) التأثير المشجع لدرجات الحرارة المنخفضة ، وبالتالي يُقترح أن التشيط الناشئ عن الحرارة المنخفضة على الإنبات لا يُتحكم فيها عن طريق الفيتوكروم (3,22) .

(١) يعرف هذا النبات باسم المستاردة الهندي *Indian mustard* ، أو المستاردة الورقية *leaf mustard* وهو يزرع أساساً في الهند كمحصول زيت وموطن هذا النبات في الغالب أفريقيا وتسمى أوراقه على جلوكوسيد سينجرين *glucoside sinigrin* - يجب أن يلاحظ أنه يوجد منه أصناف نباتية متعددة .

(٢) ينتمى هذا النبات العائلة النجيلية *Gramineae* وقد يعرف اسمه أيضاً بحشيشة كينوكي الزرقاء *Kentucky blue grass* أو حشيشة جون *June Grass* وهو من نباتات المسطحات الخضراء (جازون) وأيضاً من نباتات المراعي - توجد بعض أنواع هذا الجنس في مصر حيث تسمى برنق وقد تعرف بين العامة والمزارعين بالسفل (سيل) أو أبو الخصين .

جدول ٢٢ - ٣ : تأثير الضوء الأحمر البعيد على إنبات بذور الحس (صنف جرانده رابلز) المعاملة بدرجة حرارة منخفضة (٥° م) . التشجيع لمدة ٥ ق بالأحمر البعيد قد أعطى عند درجة حرارة ٥° م إما مباشرة قبل أو مباشرة بعد المعاملة بالبرودة . بذور المقارنة تشربت الماء وأنبتت عند ٥° م وضُجعت بالضوء الأحمر أو الأحمر البعيد لمدة ١,٥ ساعة بعد بداية النقع . النسبة المئوية للتشيط للمعاملة بالأحمر البعيد ، قُدرت بالنسبة لما يقابلها من بذور المقارنة المعرضة للإظلام .

المسقط ، %	الإنبات ، %	المسقط قبل الطل البنى إلى ٥° م للإنبات
80	6	١ يوم عند ٥° م ثم الأحمر البعيد
—	30	نظارة الظلام
73	14	١,٥ ساعة عند ٥° م ، ثم الأحمر البعيد ، ثم ثلاث أيام عند ٥° م
—	51	المقارنة الظلامية
23	59	٣ أيام عند ٥° م ثم الأحمر البعيد
—	77	نظارة الظلام
29	65	١,٥ ساعة عند ٥° م ، ثم الأحمر البعيد ، ثم ثلاث أيام عند ٥° م
—	92	نظارة الظلامية
—	92	٥° م مظلمة ، ٥ دقيقة أحمر
70	5	٥° م مظلمة ، ٥ دقيقة أحمر بحد .
—	17	٥° م ، مظلمة ظلامية

H. Ikuma and K. V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. Plant Physiol. 39:756

مصدرها من :

الكيمائيات والإنبات Chemicals and Germination

مُشجعات الإنبات Germination Promoters

تشجيع الإنبات بواسطة مختلف المواد قد أثبتت على العديد من البذور المختلفة منذ وقت طويل . ومن بين العديد من هذه المنشطات أو المشجعات للإنبات المعروفة ، فإن الأكثر شيوعاً والواسعة الاستخدام هي نترات البوتاسيوم (KN O_3) والثيوريا thiourea

($\text{NH}_2-\text{C}(=\text{S})-\text{NH}_2$) والإثيلين C_2H_4 والجبريلينات gibberellins والكيتين Kinetine . وتتميز الثيوريا ، والجبريلينات والكيتين في كونها أن لها في بعض الحالات

أن تحل محل الإحتياجات الضوئية للنبور الحساسة ضوئياً . كيفما كان هذا صحيحاً أو غير صحيح فإن هناك جدلاً عنيماً حول هذا الموضوع . ومع ذلك هذه المركبات قد ثبت أنها تحل محل تأثير الإظلام المشجع للإنبات .

مثبطات الإنبات Germination Inhibitors

العديد من المركبات يمكن أن تثبط الإنبات . أى مركب سام بصفة عامة لأى عمليات أساسية للحياة سوف يؤدى بالطبع إلى منع الإنبات وسوف يقتل النبور لو كان موجوداً بكمية كبيرة . وليس هذا بموضوعنا ولن نهم بهذا الطراز من المثبطات ، إلا أننا سوف نتناول في الحديث عن تلك المثبطات التى تنتج طبيعياً داخل النبور . هذه المركبات هى فى العادة المسببة للسكون وهى فى العادة تعمل على حجز أو إعاقة بعض العمليات الأساسية للإنبات . ومثبطات الإنبات الطبيعية لا تقلل حيوية النبور ولا تسبب أى تشوهات فى البادرات بعد الإنبات .

لا ترتبط أو تتحدد مثبطات الإنبات الطبيعية بجزء معين فى البذرة وربما توجد فى التراكيب المغلفة للبذرة (على سبيل المثال القشبات glumes المغلفة لحبوب الشوفان oat والمحتوية على مثبط) . ومثبطات الإنبات توجد فى لب pulp أو عصير Juice الجاز المحتوية على النبور ، وفى غطاء البذرة ، وفى الأندوسبرم endosperm ، وفى الجنين وهكذا . درس إفينارى Evenari (12) مثبطات الإنبات وقد وجد أن وجود تلك المثبطات شائع وواسع الإنتشار بين النباتات . بعض مثبطات الإنبات الطبيعية التى تم تحديدها والتى تم التعرف على تركيبها هى : الكومارين Coumarin ، حمض الباراسكوربيك parascorbic acid^(١) ، والأمونيا ammonia ، وفثاليدس phthalids ، حمض الفيروليك ferulic acid ، وحمض الأبسيسيك (ABA) . ومن المحتمل أيضاً مجموعة من المثبطات العديدة والتى تتضمن المركبات المُنطلقة للسيانيد cyanide-releasing والمطلقة للأمونيا ammonia-releasing ، والمركبات الفينولية phenolic compounds ، وأشباه القلويدات (الألكالويدات alkaloids) والأحماض العضوية organic acids ، والزيوت oils . إلا أن حمض الأبسيسيك هو المثبط الطبيعي الأكثر إنتشاراً .

(١) إحدى مشتقات فيتامين ج (derivative of vitamin C)

العديد من مثبطات الإنبات يمكن أن تخرج من نبات ماوربما تثبط النمو أو إنبات البذور لنبات من نوع آخر . النباتات التي تُظهر هذا الطراز، من السلوك التنافسي competitive behavior يطلق عليها الأليلوباثيك، allelopathic^(١) (أى المنافسة بالمثبطات) ، وبالتأكيد هذا الطراز له تطبيقات بيئية ويشد انتباه العلماء المشتغلين « بالتابع الترتيبي التقسيم حيوى » "biosystematics" .

أما بخصوص مثبطات الإنبات الصناعية ، فلا بد أن نذكر أن المبيدات العشبية التجارية commercial herbicides هى فى العادة مثبطات إنبات . على سبيل المثال المبيد العشبي مثل (٢ ، ٤ - د - 2,4)^(٢) ، يمنع إنبات بذور الحشائش (العشبيات) ، وبالتالي لابد ألا يستخدم حتى يتم تثبيت الكساء الأخضر .

عند تركيز منخفض جداً - بين خمسة إلى عشرة جزء فى المليون من حمض الأبسيسيك يمنع ويثبط بالكامل إنبات بذور الخس للسلالات أتراكشن^(٣) Attraction وسلالة هولبلاترجر بتر Holblättriger Butter^(٤) . أوضح سانكهلا وسانكهلا (35) Sankhla and Sankhla أن التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس يمكن أن يوقف بالكامل بتركيزات من الكيتين صغيرة جداً كواحد جزء فى المليون وفى نفس الدراسة تضاد الفعل بالجيريلين على التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك لم تُثبت . كل من الكيتينين والجيريلين تُعرفان جيداً بتأثيرهما المحفز فى إنبات بذور الخس .

سكون البراعم Bud Dormancy

قبل زيادة النمو الخضرى أو النمو الثمرى ، فإن براعم العديد من الأنواع النباتية تدخل فى فترة سكون ، وهى شائعة فى نمو أشجار المنطقة المعتدلة حيث تدخل براعم الأشجار إلى حالة السكون فى نهاية الصيف وخروجها من هذه الحالة خلال الربيع التالى لإعطاء

(١) هذه الكلمة لاتينية من شقين - allele وهى تنسب من نوع لآخر ، و pathy أى المعاناة أو المرض وإذا ما أردنا أن نجد لها ترجمة عربية فيمكن أن يقال عنها المعاناة من الآخرين . إلا أن هذا التعبير لا يعبر عن هذه العملية ويمكن التعبير عنها تجاوزاً المنافسة بالمثبطات .

(٢) قد يطلق عليها مبيدات الحشائش weed killers أى قاتلات الحشائش .

(٣) اسمه بالكامل ٢ ، ٤ - دى كلورو فينوكسى حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid .

(٤) اسم السلالة تنسب الخس الجذاب .

(٥) إسم اللاتى أى الإيثد .

نموات ورقية وزهرية جديدة . سكون البراعم لهذا الطراز ربما يُكسر عادة بالمعاملة بالبرودة مشابهاً في ذلك إلى حد ما ذلك الذى يظهر في احتياجات البرودة لإنبات البنور . العديد من أنواع الأشجار ذات البراعم الساكنة ربما تظل في هذه الحالة الساكنة إلى الأبد لو أمدت بالدفع الصناعى داخل الصوب الزجاجية ، إلا أنها لو عُرضت للحرارة المنخفضة . (من صفر° م إلى ١٠° م) لفترة من الزمن ثم أعيدت مرة أخرى إلى ظروف الدفع ، فإن السكون يُكسر ويبدأ النمو .

وبالإضافة إلى الحرارة ، فإن كلاً من التأقت الضوئى وقلة الماء المُيسر تُؤثران على سكون البراعم . في المناطق المعتدلة العامل الأكثر أهمية في تنظيم سكون البراعم هي فترة الإضاءة .

التأقت الضوئى وسكون البراعم Photoperiodism and Bud Dormency

من التضييل بمكان أن يعين الدور العام للحرارة المنخفضة في إستمالة السكون وفي كسر هذا السكون . إلا أنه فيما يخص بالدخول في السكون ، فإن براعم الأنواع الخشبية أكثر استجابة لفترة الإضاءة عن تأثير البرودة كما نُشر بواسطة وارينج (52) Waring . تقصير فترة النهار المصاحبة لقدم الخريف والشتاء هي العامل الهام في سكون البراعم للأنواع الخشبية . أوضح وارينج (50, 51) أن سكون البراعم في الأنواع الخشبية ما هي إلا ظاهرة ضوء تأقتية تلك التى يتسبب فيها قصر طول النهار أما النهار الطويل فإنه يُنهي حالة السكون .

إدراك الاستحثاث الضوئى Perception of Light Stimulus

ليست في كل حالات سكون البراعم تكون الأوراق هي العضو المسئول عن الإدراك والإحساس بالفترة الضوئية . في بعض الحالات يستحث سكون البراعم بعد سقوط الأوراق . أذاب وارينج Waring (51) مشكلة كيفية لإرتباط التأقت الضوئى بسكون البراعم في غياب أعضاء إدراك التأقت الضوئى المألوفة . فقد وجد أن براعم البادرات المنزوعة الأوراق للزان الأوروبي (*Fagus sylvatica*)^(١) قادرة على إدراك الفترة

(١) يتبع هذا النبات عائلة الزان *Fagaceae* وهو نبات ينمو في غابات المنطقة المعتدلة ويستخرج منه خشب الزان المستخدم في صناعة الأثاث .

الضوئية وبالتالي تسبب كسر السكون تحت ظروف النهار الطويل وتستمر في السكون تحت طول نهار ١٢ ساعة أو أقل أنظر جدول (٢٣ - ٤) . بالإضافة إلى ذلك فإن براعم الزان ربما تكسر السكون في غياب المعاملة بالحرارة المنخفضة . حيث تعمل حرشفيات Scales البرعم كأعضاء مستقبلية للضوء . إلا أنه في نباتات عديدة أخرى فإن الأوراق تعتبر الأعضاء الأساسية في الإدراك والفيتوكروم هو المستقبل الكيميائي الأساسي فيما يختص بسكون البراعم .

جدول ٢٣ - ٤ : تأثير طول الفترة الضوئية على كسر السكون في براعم الزان .

الزمن لـ ٥٠٪ من النباتات التي أظهرت كسر السكون	عدد النباتات المكسورة السكون بعد ٤٩ يوم	العدد الكلي للنباتات	فترة الإضاءة اليومية بالساعات
—	0	11	12
46	5	12	16
14	9	11	20
14	11	11	24

مصدرها من : P.F. Wareing. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of (*Fagus sylvatica*) . *Physiol. Plant.* 6:692

وكما هو الحال في التزهير فإن استجابة البراعم للتأقت الضوئي يتحكم فيها كاملة طول فترة الإظلام وليس طول مدة الإضاءة . وجد وارينج Wareing (50) أنه بالرغم من أن براعم الزان الأوروني تظل ساكنة تحت فترات الإضاءة القصيرة ، إلا أن تبادل فترات إضاءة قصيرة مع فترات إظلام قصيرة تكسر السكون . وقد أوضح أيضاً كيف أن كسر استمرارية الظلام الطويل (والتي تحفظ البراعم في حالة سكون طبيعي) وذلك بواسطة الكسر بالضوء لمدة ساعة فإن ذلك كافياً لكسر السكون .

المهرمونات المحثة للسكون Dormancy- Inducing Hormones

تدل الملاحظات القوية في سكون البراعم أن الأوراق والبراعم هما الأعضاء المدركة للفترة الضوئية . وبالتالي فإن السكون ينتهي بعد استقبال الفترة الضوئية المحثة . وقد بنى ذلك الإفراض الذي يدعو إلى أن استقبال المؤثر المحث يسبب تغيرات معينة والتي تقود إلى إنتاج الهرمونات المحثة للسكون . همبرج Hemberg (17, 18, 19) أيد الإفراض بأن

سكون البراعم في النباتات الخشبية يتم التحكم فيه عن طريق مثبطات نمو تنتج في البراعم . وقد بنى إقتراحه على الحقيقة بأن مستوى مثبط النمو يزداد مع السكون ويتناقص مع كسر السكون . وعلى ضوء أبحاث همبرج أجرى الباحثون عدة دراسات على مختلف الأنواع الخشبية لربط مستوى المثبطات الطبيعية مع استحثاث أو كسر السكون (23, 20, 3) . ولتأكيد مناقشتنا السابقة على دور التأقت الضوئي في سكون البراعم ، فقد لاحظ الباحثون أن استحثاث النهار القصير لسكون البراعم في بعض الأنواع يكون متوازياً ومصحباً بالزيادة في معدلات المثبطات في البراعم والأوراق (27, 30, 34) .

في بعض النباتات الإرتباط العالى يبدو أنه يظهر بين وجود حمض الأبسيسيك وسكون البراعم . لاحظ الباحثون أن استخلاص عصارة الخشب للنباتات ذات البراعم الساكنة تحتوى على معدل أعلى من حمض الأبسيسك عن تلك العصارة للنباتات ذات البراعم غير الساكنة ، كما أن نمو البراعم لا يبدأ إلا بعد هبوط مستوى حمض الأبسيسيك في الدراسات المبكرة لإينجلز ووارنج (Eagles and Wareing (11) فقد وجدوا أن تأثير حمض الأبسيسيك على استحثاث سكون البراعم يمكن التغلب عليه بإضافات من حمض الجبريليك . هذه الحقيقة تدل على أن الجبريلينات ربما تشارك في تنظيم سكون البراعم المعاملة بالبرودة اللازمة للعديد من البراعم لكسر السكون ربما تعنى استحضار الجبريلينات الطبيعية إلى مستوى لازم لكسر السكون . وحقيقة ارتفاع تركيز المواد الجبريلينية التشابه gibberellin-like قد وجدت في النباتات المزهرة ذات احتياجات البرودة عن النباتات غير المزهرة (28, 13) ، وذلك يؤيد أن مستوى الجبريلينات الطبيعية يزداد بانخفاض الحرارة ، بالتالى فإن سكون البراعم في بعض الأنواع الخشبية يمكن أن تنظم بالتوازن أو التناسب بين هرمونات المحطة للسكون والجبريلينات .

لابد أن نؤكد مرة أخرى أن هناك بعض الدراسات التى ترى أن حمض الأبسيسيك ليس له تأثير على استحثاث سكون البراعم . على سبيل المثال ، الإضافة المباشرة لحمض الأبسيسيك إلى قمم المجموع الخضرى أو إلى الأوراق لا تسبب سكون البراعم . وأيضاً في بعض النبات (الإسفندان الأحمر ^{red maple} على سبيل المثال) فإن حمض الأبسيسيك الطبيعى لا يزداد بالمعاملة بالنهار القصير ، وبالتالي فإن حمض الأبسيسيك ربما لا يكون المنظم العام لسكون البراعم في المملكة النباتية .

سكون براعم درنات البطاطس Dormancy of Potato Tuber Buds

يعتبر سكون براعم درنات البطاطس من الأمثلة الجيدة لسكون البراعم في النباتات العشبية أو غير العشبية . فدرنة البطاطس عبارة عن ساق أرضية متحورة متشعبة لحماية والتي تحتوى على العديد من البراعم في أماكن يطلق عليها اسم « العيون » "eyes" . ولو وضعنا درنات البطاطس الحديثة الحصاد تحت ظروف مثلى للنمو ، فإن تزييعها لا يأخذ طريقه ، وهذا لا يرجع إلى السيادة القمية Apical dominance الشائعة في البطاطس ، حيث يوجد السكون في كل برعم على حدة عندما يفصل هذا البرعم عن الدرنة . التخزين الجاف عند ٥٣°م أو التخزين الرطب على ٢٠°م يزيل سكون براعم درنات البطاطس ، حيث يبدو أن الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير (41) .

المواد المثبطة للنمو Growth-Inhibiting Substances

في سلسلة من الدراسات على سكون براعم درنات البطاطس ، وجد همبرج Hemberg (15, 16, 18) أن المواد المستخلصة من قشور درنات البطاطس الساكنة قادرة على أن تضاد تأثير أندول حمض الخليك (IAA) في اختبار الانحناء لغمد ريشة الشوفان (Avena coleoptile curvature test) . ومجموعة المثبطات التي استخلصها همبرج وجد أنها تتكون من حمض ومركبات متعادلة . المثبطات الحامضية لا يمكن أن تترك أو تلاحظ عند انتهاء السكون (19) . والمثبط الموجود في قشور درنات البطاطس الساكنة هو المثبط بيتا (3, 48) inhibitor- β وهو معقد من المركبات العضوية تم تحديده لأول مرة بواسطة بنت - كلارك وكيفورد (1) Bennet- Clark and Kefford من الفصل الكروماتوجرافى الورقى للمستخلصات النباتية . ومن الجدير بالذكر أن المثبط بيتا قد استُخلص أيضاً من البراعم الساكنة للإسفندان الفضى Silver maple (23) .

لاحظ الباحثون إرتباط بين الزيادة والنقص في المثبط بيتا فيما يخص بوجود أو زوال سكون براعم البطاطس ، كما أن هذا المثبط قد تم استخلاصه من البراعم الساكنة على الأقل من نوع خشبي واحد . بالإضافة إلى ذلك فإن حمض الأبسيسيك بجرعة صغيرة جداً يمنع بالكامل تزييع (sprouting) براعم البطاطس .

(١) اسمه العلمى (Acer saccharinum L.) وهو ينح العائلة الإسفندانية Aceraceae . وقد يسمى أيضاً الإسفندان الأبيض white maple وهو شجرة عملاقة من الأشجار الخشبية واسم النوع saccharinum يعنى عريا السكرى .

المركبات التي تكسر سكون البراعم Compounds Breaking Bud Dormancy

تنظيم كسر السكون له أهمية علمية أكاديمية بالإضافة إلى أهميته التطبيقية الاقتصادية . التحكم في وقت كسر السكون بالاستخدامات الصناعية للظروف البيئية أو باستخدام المركبات النشطة ربما يقدم بعض الميكانيكيات المصاحبة للسكون ، وبالتالي تضيف المزيد إلى معلوماتنا عن العملية كلها . زوال السكون بالاستخدامات الصناعية عادة ما يساعد المزارعين بطريقة اقتصادية . على سبيل المثال إزالة سكون براعم درنات البطاطس المحصودة حديثاً يمكن أن تسمح لبعض المزارعين بزراعة عروة أخرى لو أن طول فترة موسم النمو يسمح بذلك^(١) . وقد وجد بعض الكيماويات المفيدة في إزالة سكون البراعم وهي : ٢ كلورو إيثانول 2-chloroethanol ، والثيويوريا thiourea والجبريلينات gibberellins . وسوف نتناول تلك المركبات فيما يلي :

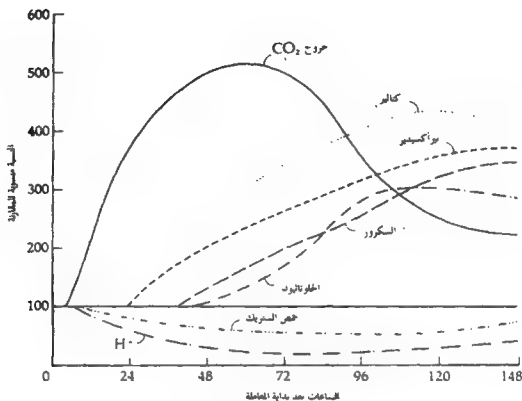
٢ - كلورو إيثانول 2-chloroethanol : $(ClCH_2CH_2OH)$ أظهرت الدراسات المتقنة على تأثير كسر السكون التي قام بها ديني (8,9) Denny على المركبات العديدة المختلفة قد أوجدت مركب نشط بصفة خاصة هو : ٢ كلورو إيثانول ، وهذا المركب له تأثير فعال في استحثاث تريع درنات البطاطس الساكنة ، مع الأخذ في الاعتبار مدى الأمان الواسع بين الجرعة المنشطة والسامة . بالإضافة إلى ذلك يبدو أن الكلورو إيثانول قد ثبت أنه ينتج في كسر سكون البراعم في أشجار الفاكهة عندما يضاف على صورة بخار (ضباب) vapor form .

تغيرات أيضاً متعددة يمكن أن تأخذ طريقها كنتيجة لإضافة ٢ - كلورو إيثانول ودراسة تأثيره على سكون براعم درنات البطاطس أوضحت أنه توجد زيادة في التنفس وفي نشاط إنزيمات الكاتالاز catalase والبيروكسيداز peroxidase ، والسكرورز والجلوتاثيون glutathione ، وأن هناك انخفاض في أيونات H^+ وتركيز حمض الستريك . ومن المحتمل أن حمض الستريك يستهلك كإداة تنفسية ونقصه يسبب انخفاض في تركيزات أيونات H^+ وشكل ٢٣ - ٥ يوضح هذه العلاقات .

الثيويوريا Thiourea. (NH_2CSNH_2) : بالرغم من أن الثيويوريا ليست بكفاءة ٢ - كلورو إيثانول ، إلا أن الثيويوريا قد ثبت أنها تدفع التريع في درنات البطاطس الساكنة . للثيويوريا تأثير غير طبيعي حيث أنها ربما تسبب نمو عدة منشآت برعية في العين الواحدة ، فقد ظهر للباحثين عديد من الأفرخ المزروعة sprouts قد يصل عددها إلى

(١) كما هو الحال في زراعة البطاطس في مصر في عروتين في موسم النمو .

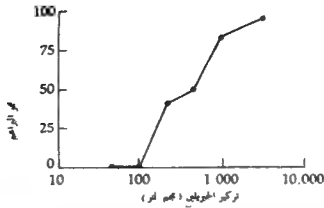
ثمانية أفرخ من العين الواحدة (7) . وعلى النقيض فإن ٢ - كلورو إيثانول يسبب نمو فرخ واحد فقط في كل عين . ومن المفيد أن نذكر أن نقص الأوكسجين له تأثيراً مشابهاً إلى حد ما للثيووريا حيث أنه يسبب تضاعف الأفرخ المزروعة (40) .



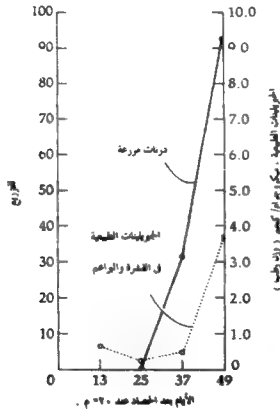
شكل ٢٣ - ٥ : تأثير ٢ - كلورو إيثانول على أبهى درنات البطاطس .

عن : L.P. Miller et al. 1936. Contr. Boyce Thompson Inst. 8:41. Redrawn from W. Crocker, 1948. Growth of Plants. New York Reinhold

الجبريلينات Gibberellins : تلك حالة خاصة وهي أن تعمل الجبريلينات في كسر سكون البراعم . وعلى النقيض من ٢ - كلورو إيثانول والثيووريا فإن الجبريلينات مركبات طبيعية وربما تكون عامل منظم في عملية سكون البراعم (أنظر شكل ٢٣ - ٦) . فقد عرفنا من شرحنا السابق أن الجبريلينات لها تأثير كبير على سكون المجموع الخضرى والبنور وتشجع نمو كل منهم عندما تضاف إلى النبات . ولابد أن نرجح منطقياً أن الجبريلينات تستطيع أيضاً كسر سكون البراعم . هذا التأثير قد ثبت بنجاح باهر في درنات البطاطس الساكنة (32, 33) وفي براعم الخوخ Peach الساكنة (10) . وبصفة عامة



شكل ٢٣ - ٦ : تأثير إضافة الجبريلينات على كسر سكون براعم الخوخ صنف إلبرتا Elberta Peach . عوملت البراعم في مارس بعد ١٦٤ ساعة من التعرض للدرجة حرارة أقل من ٨° م
عن : C.W. Donaho and D.R. Walker. 1957. Science 126:1178. Redrawn from Plant Growth and Development by A.C. Leopold. Copyright © 1964 McGraw-Hill Book Company. Used with the permission of McGraw-Hill Book Company.



شكل ٢٣ - ٧ : العلاقة بين تربع درنات البطاطس صنف ردينيك Red Pontiac potato ومسوى الجبريلينات الطبيعية في قشرة وبراعم البطاطس خلال وبعد فترة الراحة .
عن : O.E. Smith and L. Rappaport. 1961. In R.F. Gould, ed. Gibberellins: Advances in Chemistry Series. Am. Chem. Soc. 28:42

في النباتات المحتاجة إلى فترة حرارة منخفضة لكسر السكون ، فإن الجيريلين يعتبر بديل للمعاملة بالبرودة ويدفع إلى إنهاء السكون (أنظر شكل ٢٣ - ٧) .

أُجريت كثير من البحوث عن تأثير الجيريلينات على سكون براعم البطاطس . يمكن أن يُحث الجيريلين تزرير درنات البطاطس وهي ما زالت على النبات (24) ، وفي الدرنات المحصودة عند أى وقت في فترة سكونها ، وبالتالي استحثاث التزرير بالجيريلينات ربما يحدث في أى وقت من بداية تكوين الدرنات في النبات إلى نهاية فترة السكون (38) . جدول ٢٣ - ٥ يدل على القابلية الواضحة للجيريلينات في استحثاث التزرير عندما يضاف رشاً على النباتات قبل أربعة ، وإثنان ، وأسبوع من الحصاد .

ربما تلعب الجيريلينات الطبيعية داخل النبات دوراً رئيسياً في التحكم في السكون . هذا الافتراض قد أُيد بشدة بالعديد من الدراسات . على سبيل المثال ، ففي عام ١٩٥٩ وجدت مركبات « الجيريلينات - المشابهة » (gibberellin-like) في درنات البطاطس ، ومستويات مرتفعة في الدرنات « المزروعة » عن الدرنات حديثة الحصاد . وأيضاً يظل الجيريلين الطبيعي منخفضاً خلال فترة السكون ، إلا أنه يرتفع ثلاثون ضعفاً بعد بدأ التزرير (أنظر شكل ٢٣ - ٧) .

جدول ٢٣ - ٥ : النسبة المئوية لدرنات البطاطس المزروعة عند الحصاد وذلك لتبئات عوملت بالرش الورق للجيريلين قبل الحصاد بأربعة أسابيع وأربعين وأسبوع واحد .

الجيريلين (حجم لتر)	للدرنات المزروعة عند الحصاد		
	١ أسبوع	٢ أسبوع	واحد أسبوع
0	0.0	1.4	0.2
10	3.0	1.5	1.5
50	58.3	18.0	0.4
100	75.6	34.3	2.1
500	83.6	50.0	5.8

مصدره : L.F. Lippert, L. Rappaport, and H. Timm. 1958.

Systematic induction of sprouting in white potatoe foliar applications of gibberellin, Plant Physiol 33: 132 .

كسر السكون من خلال منع تثبيط الجين^(١)

Breaking of Dormancy Through Gene Derepression

أظهرت الملاحظات أن الفعل الأول في كسر سكون براعم البطاطس ربما يصاحب منع تثبيط الجين (أنظر الفصلان السابع عشر والتاسع عشر) - جينوم genome براعم البطاطس الساكنة يكون بالكامل مثبط - أى أن براعم البطاطس الساكنة ينقصها قابلية تمثيل الـ RNA داخل الخلايا ، والكروماتين المعزول منها لا يستطيع تعضيد الـ DNA - الممثل للـ RNA حتى ولو تم تخمين براعم البطاطس بمخلوط يحتوى على جميع المكونات التى يحتاجها لهذا التمثيل . وعلى النقيض ، فإن براعم البطاطس غير الساكنة تُعصد الـ DNA النشط في تمثيل الـ RNA .

وجد تيان وبونر Tuan and Bonner (47) أن المعاملة بـ إيثيلين كلوروهيدرين ethylenechlorohydrin لبراعم البطاطس الساكنة تسبب سرعة تمثيل الـ RNA في البراعم (أنظر جدول ٢٣ - ٦) . وقد اقترحا أن ميكانيكية عمل الـ ٢-كلورو إيثانول (2-chloroethanol) في كسر سكون البراعم ربما ترجع إلى منع تثبيط الجينات المثبطة . والـ RNA الجديد وتمثيل البروتينات الجديدة الناتجة من منع تثبيط الجينات لابد حيثذ أن تحفز نمو البراعم (أى تكسر سكونها) .

إضافة الجبريلين إلى أنسجة نباتية ساكنة معينة يمكنه تحفيز تمثيل RNA جديد وبناء بروتين جديد وبالتالي فإن الجبريلين ربما أيضاً له قدرة على منع تثبيط الجينات المثبطة . وبالتالي فإن ٢-كلورو إيثانول يقلد (mimics) فعل الجبريلين على براعم البطاطس الساكنة ، فمن المحتمل بالكامل أن الجبريلين مثل ٢-كلورو إيثانول يكسر سكون هذه البراعم بإنهاء تثبيط الجينات . على النقيض فإن حمض الأبسيسيك يثبط الـ DNA الذى يمثل الـ RNA وتمثيل البروتينات ويضاد فعل الهرمونات النباتية الأخرى (الجبريلينات والستيوكينينات) . يلزم المزيد من الدراسات على تبادل الفعل بين هذه الهرمونات مع الـ DNA حتى تأتى ثمارها للعلم والزراعة .

(١) أى تثبيط جين ساكن .

جدول ٢٣ - ٦ : تأثير الإيثيلين كلوروهيدرين على النمو وتخليق RNA في براعم البطاطس الساكنة .

القياسات	الأيام بعد المعاملة بالإيثيلين كلوروهيدرين			
	0	2	6	10
الوزن الرطب للبراعم (جم)	0.40	0.48	12.0	65.6
محتوى الـ RNA (ميكروجرام/برعم)	4.0	5.6	15.2	64.2
معدل تخليق الـ RNA (مللي ميكروجرام/٢.٥ ساعة/برعم)	0.03	0.08	0.86	2.5
معدل تخليق الـ RNA لكل وحدة DNA برعمية (مللي ميكروجرام RNA/مغدة/ميكروجرام DNA/٢.٥ ساعة) .	0.020	0.048	0.37	0.23

مصدره :

Source : From J. Bonner. 1965. Plant Biochemistry . New York : Academic Press, p. 859

الأمثلة

- ٢٣ - ١ ما هو السكون ؟ هل هناك استعداد وراثي في النباتات للتحكم في السكون ؟
- ٢٣ - ٢ إشرح أهمية السكون بين النباتات النامية في المناطق الجافة .
- ٢٣ - ٣ إشرح خمس ميكانيكات تتحكم في سكون البذور خاصة أثناء إنباتها .
- ٢٣ - ٤ عرف الإصطلاحات التالية : التخديش scarification ، فترة ما بعد النضج afterripening ، التضيد (الكمر) stratification .
- ٢٣ - ٥ إشرح بعض الطرق التي تؤثر من خلالها الحرارة على إنبات البذور .
- ٢٣ - ٦ اذكر بعض أسماء الكيماويات الشائعة في تشجيع إنبات البذور . ما الذي تعتقده في وظيفة كلا منها في هذا التشجيع ؟
- ٢٣ - ٧ أذكر أسماء مضطات الإنبات التي توجد طبيعيا .
- ٢٣ - ٨ هل حمض الأبسيسيك مشجع سكون حقيقى ؟ إشرح إيجابتك .
- ٢٣ - ٩ يحتر تزريع البطاطس أثناء التخزين مشكلة إقتصادية هامة . ما هي المواد التي يجب أن تستخدمها لمنع إثماء براعم درنات البطاطس ؟
- ٢٣ - ١٠ إشرح الملاحظات التي ترجع أن سكون البراعم يتحدد وراثيا .

قراءات مقترحة

- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195-238.
- Chen, S.S.C., and J.E. Varner. 1970. Respiration and protein synthesis in dormant and after-ripened seeds of *Avena fatua*. *Plant Physiol.* 46:108-112.
- Firm, R.D., R.S. Burden, and H.F. Taylor. 1972. The detection and estimation of the growth inhibitor xanthoxin in plants. *Planta* 102:115-126.
- Halloin, J.M. 1976. Inhibition of cotton seed germination with abscisic acid and its reversal. *Plant Physiol.* 57:454-455.
- Filet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Filet, ed. *Plant Growth Regulators*. New York: Springer-Verlag.
- Taylorson, R.B., and S.B. Hendricks. 1977. Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:331-354.
- Vegis, A. 1964. Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:185-224.



ملحق أ

Colloids

الغرويات

عند وضع التربة الطينية العادية في الماء ورجها في الحال فإنه ينتج عن ذلك سائل زئبقى murky liquid يظهر بلون بني متجانس . لو ترك هذا الخليط في مكان هادئ حتى يسكن فإنه يروق بسرعة حيث تترسب الدقائق الكبيرة في القاع ثم يعقبها الدقائق الأصغر . وبعد فترة مناسبة من الوقت فيظهر أن جميع الدقائق لم ترسب حيث أن هناك دقائق دقيقة جداً very minute soil particle والتي تسمى ميسيلات الطين تظل معلقة في الماء ، وهذا الناتج الثابت من الخليط المتجانس (الماء مع ميسيلات الطين) يعرف بالغروي Colloid . ويعرف الطور المعلق suspended phase بالطور المنتثر dispersed phase أما البيئة media التي ينتثر فيها الطور المعلق فتسمى بيئة الإنتثار dispersion medium أو بالطور المستمر continuous phase .

وأول من اقترح تسمية الغرويات هو جراهام Graham في عام ١٨٦١ م وهذه الكلمة مشتقة من الكلمتين اليونانيتين (كولاً kolla) والتي تعني الغراء glue والكلمة الثانية هي «eidosis» والتي تعني الشبه (like) . وقد استخدم جراهام هذا الإصطلاح للتعبير عن التحضيرات الشبيهة بالغراء glue like preparations مثل بعض محاليل بروتينات معينة والتحضيرات السائلة للصمغ النباتية vegetable gums مثل الصمغ العربي^(١) gum arabic ، واليوم يستخدم إصطلاح الغرويات كإصطلاح عام ليشمل عديد من الغرويات شبه المعلقة colloidal suspensions^(٢) والتي تعتبر بعيدة الشبه عن مشابهاً الغراء .

(١) يستخرج الصمغ العربي من شجرة سبط الصمغ العربي والتي يعرف إسمها العلمي بـ (Acacia senegal) ويعرف إسمها الإنجليزي sudan gum arabic أي شجرة الصمغ السوداني العربي حيث تصير السودان أكبر دولة مصدرة لهذا الصمغ منذ أكثر من ٢٠٠٠ سنة مضت ، وهو أجود أنواع الصمغ النباتية المعروفة وله استخدامات اقتصادية كبيرة جداً .

(٢) نحن نعر عنها شبه المعلقة suspensoid sol للتفريق بينها وبين المعلقة حيث أن العبر الوارد هنا هي الغرويات المعلقة colloidal suspensions .

وغرويات شبه المعلقة colloidal suspensions غير محدودة فقط في انتشار المادة الصلبة في السائل ، فالطور المستمر يمكن أن يكون مادة سائلة أو غازية أو صلبة . فالدخان عبارة عن مادة صلبة منتشرة في غاز واللبن والميونيز mayonnaise ما هي إلا أمثلة لسائل منتشر في سائل . والحجر الخفاف Pumice stone ما هو إلا مثلاً للغاز المنتشر في مادة صلبة . وفي تناولنا لهذا الموضوع فسوف نهم بالطرازين العامين لشبه المعلقة وهما : النظم السائلة sols تلك النظم الغروية ذات صفات السيولة fluidity ؛ أما النظم الثابتة فهي النظم الصلبة (جيلات gels) تلك النظم التي ينقصها صفات السيولة .

قياسات الأبعاد الغروية Colloidal Dimentions

يتراوح أبعاد دقائق particles الغرويات في الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانومتر ، والنانومتر عبارة عن ١ / ١٠٠٠ ميكرون (μ microne) أى ١ / مليون من المليمتر . وبالرغم من صغر مثل هذه الحجوم إلا أنه لا يقترب من الحجم الدقيق للجزيئات molecules . فالدقائق الغروية من الصغر بحيث لا ترى بالميكروسكوب الضوئي ولكنها كبيرة بدرجة كافية بحيث أنها تشتت الضوء scatter light ، ويمكننا الكشف وإدراك أبعاد الدقائق الغروية باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني . وحجم الدقائق الغروية إلى حد ما يقع ما بين حجم جزيئات المواد المذابة في المحاليل الحقيقية وحجم الدقائق التي توجد في المعلقة غير الثابتة في المحلول .

النظم الغروية Colloidal Systems

يمكن تقسيم الغرويات المنتشرة في السوائل إلى نوعين عامين يعرف النوع الأول منها بالنظم المحب لوسط الانتثار lyophilic ، أما النظام الثاني فيعرف بالكاره لوسط الانتثار lyophobic . وفي النظام المحب لوسط الانتثار فإن الطور المنتشر وسائل الانتثار يتجاذب كل منهما مع الآخر ، أما في النظام الكاره لوسط الانتثار فإن كلا من الطورين يدرأ ويقاوم كل منهما الآخر . ولو أن وسط الانتثار هو الماء فإننا نستخدم مصطلح محب للماء hydrophilic (أى المحب للماء water-loving) والكاره للماء hydrophobic (أى الكاره للماء water-fearing) . وعندما نضع مادة صلبة مثل النشا starch أو الجيلاتين gelatin أو الآجار agar إلى ماء ساخن فإن كمية كبيرة من الماء ترتبط مع دقائق المادة الصلبة ليتكون غروى سائل محب للماء hydrophilic colloidal sol وسائل مثل هذا النوع من الغروى يتكون بسهولة ولا يُتبع في تحضيره طرق خاصة . ودقائق المادة المنتشرة

للغروى المحب للماء تعتبر من المحففات hydrated أى أن جزيئات الماء تُدمص إلى أسطح تلك الدقائق . فجزيئات الماء القريبة من أسطح الدقائق تُدمص وترتبط بقوة أكبر من تلك الجزيئات المائية الأبعد عن تلك الدقائق والتي تُدمص وترتبط بقوة أقل عن تلك الأكثر قرباً .

والغرويات الكارهة للماء تتكون بصفة عامة من مواد ذات طبيعة غير عضوية ، وفي معظم الأحيان يكون تحضير مثل هذا النظام الغروى أصعب من تحضير الغرويات المحبة لوسط الإنتشار ، حيث قد تستخدم طرق التكثيف condensation methods في العادة لتحضير تلك المحاليل الغروية الكارهة لوسط الإنتشار السائل . وفي هذه الطرق فإن الجزيئات الصغيرة تُستحث إلى التجمع aggregate^(١) وبالتالي تتكون دقائق الغروى ، وبصفة عامة يتبع في ذلك التفاعلات الكيميائية . على سبيل المثال لو خلطنا محلول مركز من كلوريد الحديدك ferric chloride بماء ساخن فيتكون غروى شبه المعلق ذا اللون الأحمر الداكن من أيدروكسيد الحديدك ferric hydroxide . يتأين $FeCl_3$ حيث يتكون أيدروكسيد الحديدك $Fe(OH)_3$ من أيونات الحديدك المنتشرة في الماء . ونفس التفاعل يحدث في الماء البارد إلا أنه يُسرّع من هذا التفاعل باستخدام الماء الساخن وتجمع جزيئات $Fe(OH)_3$ ليتكون دقائق الغروى للطور المنتثر :



وبنفس الطريقة يمكن تحضير غروى شبه المعلق من زرنيبات الكبريتيد arsenic sulfide .



المستحلبات Emulsions

يمكننا تحضير مستحلب غير ثابت بالرج الشديد لسائلين معاً عديمي الإمتزاج^(٢) immisible حيث تنتثر نقيطات droplets إحدى السائلين (الطور المنتثر dispersed phase) خلال السائل الآخر (وسط الإنتشار dispersion medium) ، إلا أن هذه النقيطات الدقيقة لها ميل إلى الإندماج لتتكون نقيطات أكبر فأكثر حتى يتكون سطح انفصال distinct layer ويصبح السائلين منفصلين مرة أخرى^(٣) .

(١) في الواقع يمكن تحضير دقائق غروية لبعض المواد بجزئىء وطحن حبيبات المواد الكبيرة بمطاحن خاصة مثل تحضير الكبريت المهكرونى وهذه الطرق صرفة بطرق التجزئىء .

(٢) من السوائل عديمة الامتزاج مع الماء : الزيت - البنزين - الإيثير - الزيلول - الهكسان إلخ

(٣) بالطبع يرجع عدم الالتصاق هنا إذا ترك المحلولين المكونا للمستحلب في حالة سكون بعد الرج الشديد في مكان هادئ .

ويمكن جعل المستحلب ثابتاً بإضافة عامل مُستحلب^(١) emulsifying agent حيث تعمل هذه المواد إما : (١) بتقليل التوتر السطحي surface tension للسوائل ، وبالتالي تقلل ميل التقيطات الصغيرة إلى الالتحام combine ، (٢) أو بتكوين طبقة واقية protective layer أى بتكوين « شريط رقيق » «film» حول التقيطات وبالتالي تعمل على استحالة عملية الالتحام . فاللين هو مثل المستحلب العام الشهير حيث يتكون من الزبد الدهنى butter fat المنتثر في الماء مع الكازين^(٢) الذى يعمل كعامل مُستحلب .

خواص شبه المعلقات Properties of Colloidal Suspension

تأثير تندال Tyndall Effect^(٣)

إذا أمررنا حزمة ضوئية قوية ضيقة في حجرة مظلمة وننظر إليها من زاوية صحيحة فإننا نرى هذه الحزمة وذلك لأن بعض الضوء يتشتت scattered في اتجاه الناظر ، ويرجع تشتت الضوء إلى وجود دقائق الغبار dust particles الغروية سابحة في الهواء^(٤) . وتعرف هذه الظاهرة بتأثير تندال نسبة إلى مُكتشفها .

لو أمررنا حزمة ضوئية ضيقة خلال المحلول الحقيقى true solution فلا يمكننا إدراك أو ملاحظة مروره ، وعلى النقيض من ذلك لو أمررنا هذه الحزمة الضوئية الضيقة الشديدة القوة خلال غروى شبه المعلق فيمكننا ملاحظة وإدراك مرور هذه الحزمة . حيث أن دقائق الطور المنتثر كبيرة بدرجة كافية لإحداث تشتت في الضوء الساقط عليها ، أما دقائق المحاليل الحقيقية فتكون من الصغر لدرجة لا تسمح بهذا التشتت . وبالتالي يمكننا استعمال تأثير تندال للتمييز بين غروى شبه المعلق والمحلل الحقيقى . لاحظ أننا لا يمكن أن نرى حقيقة دقائق غروى شبه المعلق ولكننا نستطيع أن ندرك ونكتشف وجودها من خلال قابليتها في تشتيت بعض الأشعة الضوئية التى تسقط عليها .

(١) من العوامل المستحلبة الصابون واللين القز (أى كازين اللين) إلخ .

(٢) الكازين هو بروتين اللبن الذى يتخثر (يتجبن) أثناء صناعة الجبن وهو المكون البروتينى الأساسى فى اللبن حيث توجد بروتينات أخرى مثل اليومين اللبن .

(٣) قد تعرف أيضاً بظاهرة تندال Tyndall phenomenon .

(٤) يعتبر خليط دقائق الغبار فى الهواء غروى فالطور المنتثر هو الغبار (صلب) ووسط الانتظار الهواء (غاز) .

الحركة البراونية Brownian Movement

يمكننا استخدام الميكروسكوب للكشف عن تأثير تئدال ودراسة بعض خواص الغرويات شبه المعلقة . والقاعدة الرئيسية هنا هي استخدام حقل الإضاءة المظلم dark-field illumination ، والذي يمكن الحصول عليه في الميكروسكوب من خلال استخدام مكثف خاص بحيث تعمل البؤرة fucuses فيه على تجميع الحزمة الضوئية في نقطة واحدة والتي لا تسمح لهذه الحزمة الضوئية المتجمعة بعدم الدخول إلى العدسة الشيئية للميكروسكوب وذلك من خلال ضبط وتصويب مسرح stage الميكروسكوب بزاوية انحراف معينة . وبسبب حقيقة عدم دخول ضوء إلى العدسة الشيئية فإن الشريحة الزجاجية النظيفة سوف تظهر بالكامل سوداء ، إلا أننا لو سمحنا للحزمة الضوئية المتجمعة في نقطة واحدة بالمرور خلال غروى شبه المعلق فإن بعض دقائق الغروى الدقيقة سوف تعمل على تشتيت بعض الضوء الذى يسقط عليها ، وبعض الضوء المشتت هذا سوف يدخل إلى العدسة الشيئية ، وبالتالي يسمح لنا باكتشاف وإدراك وجود الدقائق الغروية كنقط لامعة ضوئياً بالنسبة للأرضية أو الخلفية المظلمة . هذه النقطة اللامعة من الضوء تظهر في حركة عشوائية غير منتظمة الطراز وتبين حركة دقائق الغروى في شبه المعلقات . وتنشأ الحركة العشوائية من القذائف غير المتساوية بين دقائق الغروى وبين جزيئات وسط الانتثار^(١) . ودقائق الغروى صغيرة بدرجة كافية بحيث أنها تتحرك في الجزيئات الأقل مقاومة أى في الاتجاه الذى يحولها إلى الثبات . وهذه الحركة العشوائية للدقائق الصغيرة جداً في غروى شبه المعلقات تعرف بالحركة البراونية Brownian movement نسبة إلى عالم النبات براون Brawn^(٢) أول من شرح هذه الحركة . والحركة البراونية لا يمكن ملاحظتها في المحلول الحقيقى وبالتالي تقدم لنا بعداً جديداً تميز بين غروى شبه المعلقات والمحاليل الحقيقية .

الترشيح Filtration

على الرغم من أننا لا نستطيع فصل الطور المنتثر عن وسط الانتثار بورق الترشيح العادى ، إلا أننا يمكن أن نفصل دقائق الغروى من وسط الانتثار بالمرشحات الفوقية

(١) يمكن تمييزها أيضاً بأنها تنشأ عن الصدام بين دقائق الغروى والحزمة بشحنات كهربية متشابهة وبالتالي يحدث التفاعل فيما بينها وتظل على هذا الحال طالما أنها محملة بهذه الشحنات .

(٢) اكتشف براون هذه الحركة على معلقات حبوب اللقاح وقد عزاها في أول الأمر إلى حيوية حبوب اللقاح ثم ما لبس أن وجدها في شبه معلقات غير حية .

ultrafilters . وتتكون المرشحات الفوقية من استرات السليولوز غير الفعالة حيويًا (أي المرشحات ذات الثقوب الدقيقة جدا millipore filters) والتي تتكون تقريبا من حجوم تتراوح ما بين ١٠ نانومتر إلى ٥ ميكرون . ولما كانت دقائق الغروي تتراوح في الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانومتر لذلك فمن السهل فصل طَوَرَي غروي شبه المطلق ، في معظم الأحيان باستخدام هذه المرشحات . إلا أننا لا نستطيع فصل مكوني المحلول الحقيقي بهذه الطريقة .

الإدمصاص Adsorption

يعرف ميل الجزيئات أو الأيونات إلى الالتصاق على أسطح المواد الصلبة أو السائلة بالإدمصاص Adsorption . ولما كانت هذه هي ظاهرة أسطح surface phenomenon لذلك فإن السعة الإدمصاصية adsorptive capacity تتوقف على كمية الأسطح المعرضة وأيضاً على الطبيعة الكيميائية للمكونات المشتركة . وعلى ضوء ذلك فليس من المدهش في أن السعة الإدمصاصية لشبه المعلقات الغروية تكون عالية للغاية بالنسبة للوزن المعطى من الدقائق الغروية . على سبيل المثال كمية مساحة الأسطح المعرضة لمكعب (cube) أبعاده ١ سم هي ٦ سم^٢ (١) وإذا ما قسم هذا المكعب إلى مكعبات أبعادها الطولية ٠,١ ميكرون فإن كمية مساحة الأسطح المعرضة للمكعبات المقسمة الناتجة لا بد أن تكون ٦ × ١٠ سم^٢ أي ٦٠٠٠٠ سم^٢ ، أي بزيادة في مساحة الأسطح مقدارها ١٠٠٠٠ مرة أعلى من المساحة الأصلية للمكعب الأصلي (٢) . وبما لا يدع مجالاً لأدنى شك فإن معظم الأهمية الوظيفية للنظم الغروية الموجودة في الخلايا الحية تعتمد على سعتها الإدمصاصية الواسعة .

(١) بالطبع لأن كل وجه من أوجه المكعب مساحة ١ سم^٢ وبالطبع المكعب له ست أوجه فيكون مجموع مساحة سطوحه هي ٦ سم^٢ .

(٢) عدد المكعبات الناتجة = ١٠^٦ ومساحة أسطح كل مكعب = ٦ × ٠,١ × ٠,١ = ٠,٠٦ ميكرون^٢ ويكون ناتج مساحة أسطح المكعبات الناتجة هو ١٠^٦ × (٦ × ٠,١ × ٠,١) = ١٣١٠ × ٦ ميكرون^٢ وتحويل المساحة إلى سم^٢ = $\frac{١٣١٠ \times ٦}{٨١٠} = ٩,٧٦$ سم^٢

$$٩,٧٦ \text{ سم}^2 = ٨ - ١٠ \times ١٣١٠ \times ٦$$

مع الأخذ في الاعتبار ثبات كتلة المكعبات الناتجة مع المكعب الأصلي إلا أن تضاعف هنا تضاعف مساحة الأسطح والذي يعادل ١٠٠٠٠ مرة مساحة السطح الأصلي للمكعب الذي تم تجزيته .

الخواص الكهربية Electrical Properties

الدقائق الغروية بصفة عامة محملة بشحنات كهربية وهذه الشحنات إما أن تكون سالبة أو موجبة ، إلا أن هذه الشحنات تكون واحدة لجميع الدقائق في النظام الغروي الواحد . على سبيل المثال ، جميع دقائق غروي شبه المعلق من أيديروكسيد الحديدك تكون محملة بشحنة كهربية موجبة ، أما جميع دقائق غروي شبه المعلق من كبريتيد الزرنيخ فهي محملة بشحنة كهربية سالبة .

وتنتج الشحنات الكهربية على الدقائق الغروية من الأيونات الحرة المدمصة الموجودة في وسط الانتثار . وتفضل ادمصاص الأيونات الموجبة على أسطح الدقائق الغروية يكسبها شحنات موجبة ، أما تفضيل ادمصاص الأيونات السالبة على أسطح الدقائق الغروية فيكسبها شحنات سالبة . ففي شبه المعلق الغروي لأيديروكسيد الحديدك فتكون جميع دقائق الغروي محملة بشحنات كهربية موجبة وذلك لأن أيونات الحديدك (Fe^{3+}) التي تنطلق من تأين $FeCl_3$ يفضل ادمصاصها على أسطح دقائق الغروي لأيديروكسيد الحديدك . والأيونات الحرة من الكلور (Cl^-) تنجذب إلى الشحنات الموجبة على الدقائق وبالتالي تسبب تراكم أيونات سالبة ثانوية حول الدقائق وتكون بما يعرف بالطبقة الكهربية المزدوجة electrical double layer . وفي نظام كبريتيد الزرنيخ فإن أيونات الكبريتيد (S^{2-}) يفضل ادمصاصها على أسطح دقائق غروي كبريتيد الزرنيخ ، وتنطلق أيونات الهيدروجين من تأين H_2S حيث تدمص ثانوياً على دقائق الغروي السالبة الشحنة .

وهناك طريقة واحدة لتحديد الشحنة الكهربية على دقائق غروي شبه المعلق وهي ملاحظة هجرة الدقائق على الأقطاب الكهربية عند وضع النظام الغروي في مجال حقل كهربي . وتحت تأثير تيار مباشر فجميع دقائق غروي شبه المعلق سوف تتحرك في اتجاه واحد . فلو أن الطور المنتثر موجب الشحنة فإن دقائق الغروي يمكن جمعها من على (الكاثود المهبط) Cathode (القطب السالب) ؛ ولو أن الشحنة سالبة فيمكن جمع هذه الدقائق من الأنود (المصعد) anode (القطب الموجب) . هذه الظاهرة عرفت في بادئ الأمر « بالهجرة الإنزالية الكهربية » Cataphoresis ، إلا أن استخدام إصطلاح الهجرة الكهربية electrophoresis أصبح الأوسع إنتشاراً الآن .

وحقيقة أن دقائق الغروي الواحد محملة بشحنات كهربية وأن جميع هذه الدقائق الغروية لشبه المعلق الواحد تحمل شحنات كهربية متماثلة ومتشابهة هي المسئول الأساسي

على ثبات غروى شبه المعلق ، حيث أن الشحنات المتشابهة تتنافر ، ولو كان الأمر غير ذلك لتجمعت دقائق الغروى وبالتالي فإن هذه الدقائق ترسب .

الترسيب Precipitation

هدم أو استبعاد الشحنة الكهربائية المزدوجة سوف تجعل دقائق غروى شبه المعلق تصادم collide وتتجمع وفي النهاية ترسب ، وهذه السلسلة المتتابعة يمكن إجرائها بإضافة الكتروليت electrolyte (أى بإضافة ملح متأين) على سبيل المثال ، إضافة حمض الألبندروكلوريك (HCl) إلى شبه المعلق الغروى لكبريتيد الزرنيخ سوف يسبب ترسيبه ، حيث يزداد تركيز أيونات الهيدروجين إلى درجة كبيرة بإضافة HCl بحيث أنه يسبب تكوين H_2S $(2H^+ + S^{2-} \rightarrow H_2S)$ وإزالة الشحنات السالبة من أيونات الكبريتيد تسبب تعادل الدقائق والمدى الذى تُحدثه الأيونات على الترسيب يتوقف على تكافؤها (valence) . فأيونات الصوديوم الأحادية التكافؤ monovalent ، على سبيل المثال ، تكون أقل تأثيراً من الأيونات الثنائية التكافؤ لأيونات الباريوم barium ion ، والتي بالتالى تكون أقل فاعلية وكفاءة من الأيونات ثلاثية التكافؤ لأيونات الألمنيوم .

في بعض الأحيان يتم حماية الغروى من الترسيب وذلك بوجود غروى آخر ، حيث يبدو أن الغروى الأول يُكوّن شريط واقى protective film حول دقائق الغروى الآخر والجيلاتين والصبغ العرنى هما الغرويان المستخدمان على نطاق واسع في هذا الشأن . على سبيل المثال فإن الغروى الهاليدى للفضة silver halids على صفائح ورق التصوير photographic plates يُحمى بالجيلاتين على هذه الصفائح^(١) .

إحدى خصائص الغرويات السائلة المحيطة للماء هي قابليتها تحت ظروف معينة لتكوين كتلة شديدة اللزوجة viscous شبه صلبة solidlike ، ولذلك فإن سائل الجيلاتين المائى الساخن أو الآجار السائل عندما يبردا يكونان كتلة شبه هلامية jellylike تسمى بالجل (أى شبه المتصلب (غراواتى (gel) . وتحويل السائل إلى شبه الصلب تسمى (تجمد الغرويات gelation) ولو سخن جل الآجار أو الجيلاتين مرة أخرى فإنه يتحول مرة أخرى إلى السائل تلك العملية التى تسمى « بإسالة الغروى » solation . وإضافة حمض الألبندروكلوريك المخفف إلى سيليكات الصوديوم sodium silicate سوف يكون سيليكات جل silica gel وهو غروى شبه المعلق لثاني أكسيد السيليكون المائى hydrated silicon dioxide .

(١) هذه الخاصية أيضاً شائعة في تحضير الأدوية السائلة .



ملحق ب

استعراض للجهد الهيدروجيني (pH) والمنظمات

Review of pH and Buffers

بدون أدنى شك فإن المحاليل الحامضية والقاعدية لها أهميتها الحيوية للنظم الحية ، حيث أن صنوفا عديدة من المركبات سواءاً أكانت حامضية أو قاعدية تنتج خلال النشاط الأيضي للخلية . فالأحماض الأمينية والأحماض الدهنية والأحماض العضوية الوسطية لنورة كربس ما هي إلا أمثلة جيدة للأحماض الموجودة في النظم الحيوية . والبيورينات والبريميدينات تلك هي القواعد النتروجينية العضوية الشائعة في الخلايا والأساسية في بناء الأحماض النووية والمركبات الوسطية الغنية بالطاقة .

يمكن إدراك والتمييز بين الأحماض والقواعد بطرق عدة ، فالأحماض لها مذاق « مزر » (حامضي - حاذق sour) . فالليمون حامضي المذاق وذلك بسبب إحتوائه المرتفع من حمض الستريك (حمض الليمونيك Citric acid) ، ويتحول اللبن إلى المذاق الحامضي (اللبن الزبادي) وذلك بسبب إنتاج حمض اللكتيك (حمض اللبنيك lactic acid) فيه وذلك بفعل البكتريا . تتحول صبغات طبيعية معينة من اللون الأزرق إلى اللون الأحمر عند معاملة الأحماض بالمعادن مثل الزنك فينفرد الهيدروجين المكون للحامض . وفي النهاية يمكننا القول بأن الحامض يمكن أن يتعادل مع القاعدة ليتكون الماء والملح .

القاعدة لها مذاق مر لاذع bitter taste وتستطيع أيضاً أن تحول لون صبغات طبيعية معينة ، والقواعد لها ملمس صابوني ، وبالطبع فإن القاعدة يمكن أن تعادل الأحماض ويتكون الملح والماء ، إلا أن هذه الخواص المميزة لا تدلنا عن أى شيء عن كيميائية الأحماض والقواعد ، فمزلنا مشغولين بالسؤال عن ماذا تكون الأحماض وماذا تكون القواعد ؟

طبيعة الأحماض والقواعد والأملاح Nature of Acids, Bases and Salts

الحامض هو ذلك الجزيء أو الأيون الذى يعطى (يمنح donate) البروتون (H^+) إلى جزيء أو أيون آخر . ولو اذيب حامض فى الماء فإنه يتفاعل مع الماء ويتأين . والتأين ionization يمكن تعريفه بأنه التفاعل بين المذاب solute والمذيب solvent حيث تنتج الأيونات ions .



حيث الحامض (HA) يتأين فيتكون الأيون الموجب (H^+) والأيون السالب (A^-) . والأيونات عبارة عن ذرات أو مجموعة من الذرات مشحونة بشحنات كهربية . والأيونات التى تحمل شحنات موجبة تعرف بالكتيونات Cations ، والأيونات التى تحمل شحنات سالبة تعرف بالأنيونات anions . وفى المحاليل المائية تهاجر الكتيونات إلى الألكترود السالب (الكاثود - أى المهبط cathode) أما الأنيونات فهى تهاجر إلى الألكترود الموجب (الأنود أى المصعد anode) وأيون الأيدروجين يسمى بروتون . proton

والقواعد ما هى إلا جزيئات أو أيونات تكتسب البروتون . ولو أذيت قاعدة فى الماء فإنها تتأين كما فى المعادلة : $BOH \rightleftharpoons B^+ + OH^-$ حيث أن القاعدة (BOH) تتأين لتكون الأيونات الموجبة (B^+) والأيونات السالبة (OH^-) .

الإلكتروليتات و اللاإلكتروليتات^(١) Electrolytes and Nonelectrolytes

الإلكتروليتات عبارة عن مواد يمكنها توصيل التيار الكهبرى electric current عندما تنوب فى الماء . ومرور تيار كهبرى خلال محلول مائى للإلكتروليتات ينتج عنه تحلل للإلكتروليت ، وهذه العملية تعرف بالتحلل الكهبرى electrolysis . على سبيل المثال لو سُمحَ تيار كهبرى بالمرور فى محلول مائى لحمض الأيدروكلوريك ، فينتقل غاز الهيدروجين عند المهبط (الكاثود) وغاز الكلور عند المصعد (الأنود) anode . فالأحماض والقواعد والأملاح ما هى إلا إلكتروليتات وقابليتها للتوصيل الكهبرى ينشأ من تلك الحقيقة ألا وهى أنها تكون أيونات محملة بشحنات كهربية عند إذابتها فى الماء . والسكريات والكحولات لاتأين عند إذابتها فى الماء وبالتالي يطلق عليها اللاإلكتروليتات .

(١) Electrolytes تعنى المحلات كهريا أى المتأينات .

قوة الأحماض أو القواعد Strength of Acids and Bases

السهولة التي يُفُضِّلُ الحامض البروتون هي قياس لقوته ، فالأحماض القوية تُفُضِّلُ البروتونات بسرعة ، بينما الأحماض الضعيفة فإنها تُفُضِّلُ البروتونات ببطء . والقواعد القوية هي مركبات تكتسب البروتونات بسرعة ، بينما القواعد الضعيفة لها قابلية إمتزاج affinity ضعيفة جداً للبروتونات . في الغالب يأخذ التأين الكامل طريقه عند إذابة الأحماض القوية أو القواعد القوية في الماء . وعلى النقيض من ذلك فإن التأين القليل يأخذ طريقه عند إذابة الأحماض الضعيفة أو القواعد الضعيفة في الماء . جدول ب - ١

يبين قائمة للأحماض والقواعد والمتبينة القوة .

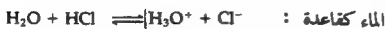
جدول ب - ١ : قوة بعض الأحماض والقواعد العامة الشائعة .

القوة	الأيونات	الصيغة الكيميائية	الحامض
قوى	$H^+ + Cl^-$	HCl	hydrochloric
قوى	$H^+ + HSO_4^-$	H_2SO_4	sulfuric
قوى	$H^+ + NO_3^-$	HNO_3	nitric
ضعيف	$H^+ + CH_3COO^-$	CH_3COOH	acetic
ضعيف	$H^+ + HSO_3^-$	H_2SO_3	sulfurous

القوة	الأيونات	الصيغة الكيميائية	القاعدة
قوى	$Na^+ + OH^-$	NaOH	sodium hydroxide
قوى	$K^+ + OH^-$	KOH	potassium hydroxide
ضعيف	$NH_4^+ + OH^-$	NH_4OH	ammonium hydroxide

المركبات المترددة Amphoteric Compounds

يعمل الماء كحامض ضعيف أو كقاعدة ضعيفة ، وهذا يعنى أن الماء يستطيع إما أن يمنح أو يكتسب البروتون . والأحماض الأمينية تلك المركبات التي تُكون جزيئات البروتينات هي أيضاً أمثلة جيدة لتلك المركبات التي يمكنها أن تعمل كأحماض ضعيفة أو كقواعد ضعيفة . والمركبات التي تعمل كأحماض وكقواعد يطلق عليها إصطلاح المترددات . ومثل الماء الذي يعمل كقاعدة في وجود (HCl) و كحامض في وجود (NH₃) الذي يمكن توضيحه في المعادلتين التاليتين :



فالماء في وجود الأحماض القوية كحمض الأيدروكلوريك يعمل كقاعدة ويكتسب البروتون لتتكون أيونات الهيدرونيوم (H_3O^+) ، والماء في وجود الأمونيا وهي قاعدة فيعمل كحامض ويمنح البروتون .

معادلة الأحماض أو القواعد Neutralization of Acids and Bases

لوحظت كميّتان متكافئتين من محلولين مائين لحمض الأيدروكلوريك HCl وأيدروكسيد الصوديوم Na OH فإن خاصية الحموضة أو القاعدية تُفقد ، حيث يقال أن التعادل Neutralization قد حدث . ويحدث فقد الحموضة أو القاعدية بسبب أيونات الهيدروجين الحرة والتي تعطي المحلول خواصه الحامضية حيث تتفاعل مع أيونات الأيدروكسيل الحرة والتي تعطي للمحلول خواصه القاعدية ليتكون الماء ، حيث الصوديوم الحر والكلوريد الحر لا يدخل في التفاعل طبقاً للمعادلة التالية :



ولو تم تبخير الماء الناتج في هذا المحلول فإن بلورات كلوريد الصوديوم تبقى ، وبمعنى آخر يتكون الملح عند خلط محلول الحمض مع محلول القاعدة . على سبيل المثال عند إضافة محلول Na OH إلى محلول حمض الخليك acetic acid فإنه يتكون ملح خلات الصوديوم Sodium acetate جدول ب - ٢ . يوضح بعض التعادلات بين الأحماض والقواعد .

جدول ب - ٢ : بعض التعادلات بين بعض الأحماض والقواعد الشائعة واسم الملح المتكون وصيغته الكيميائية .

الصيغة الكيميائية	اسم الملح المتكون	الفاعل
NaCl	sodium chloride	HCl + NaOH
KCl	potassium chloride	HCl + KOH
K ₂ SO ₄	potassium sulfate	H ₂ SO ₄ + 2KOH
CaCl ₂	calcium chloride	2HCl + Ca(OH) ₂
CH ₃ COONa	sodium acetate	CH ₃ COOH + NaOH

المحاليل العيارية Normal Solutions

إذا به جرام وزن مكافء من المادة فى لتر من المحلول ينتج المحلول العيارى normal solution لهذه المادة . وإذا به ٢ جرام وزن مكافء فى لتر يعطى ٢ محلول عيارى 2normal (2N) وهكذا . والجرام وزن مكافء gram equivalent weight لعنصر هو الوزن بالجرام لهذا العنصر الذى يتحد أو بمعنى آخر يكافء ١,٠٠٨ جرام هيدروجين . والجرام وزن مكافء للمركب هو وزن المركب الذى يتفاعل مع وزن مكافء واحد لعنصر . ومن الأنسب جداً التعبير عن تركيزات محاليل الأحماض والقواعد بصورة العيارية عن التعبير بالمولارية molarity . الجرام وزن مكافء للحمض أو القاعدة هى الكمية التى سوف تطلق أو تتعادل مع مول mole من أيونات الهيدروجين . وبالتالي فإن واحد مول من محلول HCl هو أيضاً واحد عيارى (1N) لمحلول الحامض . ومع ذلك فعند التعبير فى صورة العيارى من محلول ١ مول (1M) من (حمض الكبريتيك) H_2SO_4 يكون ٢ عيارى (2N) . وهذا يحدث بسبب أن H_2SO_4 له القدرة على إطلاق ٢ مول (2 moles) من أيونات الهيدروجين . وواحد مول (1 M) من محلول Na OH أيضاً يساوى واحد عيارى وبالتالي فإن مول (Mole) من أيون الهيدروكسيل الذى ينطلق فى المحلول يمكن أن تعادل ١ مول (1 Mole) من أيونات الهيدروجين . وبمعنى آخر فإن واحد مول من محلول أيدروكسيد الباريوم $Ba(OH)_2$ هى ٢ عيارى (2N) حيث أنه فى المحلول ينطلق ٢ مول (2 moles) من أيونات الأيدروكسيل ولها القدرة فى تعادل ٢ مول أيونات الهيدروجين . ومن هذا الشرح لا بد أن نعلم أن ١٠ سم^٣ من محلول واحد عيارى من (HCl) تتعادل بالكامل مع ١٠ سم^٣ من محلول واحد عيارى من Na OH [إذن ما هى كمية محلول واحد عيارى (1N) لحمض H_2SO_4 التى لا بد أن نحتاجها لتعادل مع ١٠ سم^٣ من محلول واحد عيارى (1N) للـ (Na OH) ؟] .

تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen Ion Concentration

تقدر حموضة أو قاعدية محلول بتركيز أيونات الهيدروجين فيه . فمن المناسب التعبير عن تركيز أيونات الهيدروجين للمحلول بقيمة اللوغاريتم السالب أو قيمة pH

$$pH = -\log[H^+]$$

ربما يمكن تعريف اصطلاح pH ، والذى يعتمد على جهد الهيدروجين potential of hydrogen بأنه اللوغاريتم السالب لتركيزات أيونات الهيدروجين . وتدرج pH يعطى

مدى من القيم من صفر إلى ١٤ ، وتركيز أيون الهيدروجين في لتر من الماء النقي هو $0.00000001N$ أو 10^{-7} وبالتالي فإن pH يساوى اللوغاريتم السالب لتركيزات أيونات الهيدروجين في الماء وبالتالي :

$$pH = -\log 10^{-7}$$

$$pH = \log \frac{1}{10^{-7}} = 7$$

إذن فالماء النقي له رقم pH = ٧ ويعتبر الماء متعادل . وأى قيم pH أقل من ٧ تدل على أن المحلول حامضى ، وأى قيم pH أعلى من ٧ فتدل على قاعدية المحاليل .

والمحلول ذو رقم pH = ٨ له تركيز أيونات هيدروجين عشرة أضعاف أقل من محلول له رقم pH = ٧ وهذا يعنى أن تركيز أيونات الهيدروجين تكون $0.0000001N$ أو 10^{-8} . ويمكننا أن نرى أن قيم الـ pH تختلف بعامل ١٠ وأن هذا المحلول الذى له قيمة pH منخفضة له حموضة قوية والمحلول الذى له قيمة pH مرتفعة يكون قاعدته قوية .
جدول ب - ٣ يقدم لنا خريطة بقيم الـ pH

جدول ب - ٣ : تدرج الـ pH .

Hydrogen Ion Concentration in Terms of Normality	Exponential Form	pH Value
1	10^0	0
0.1	10^{-1}	1
0.01	10^{-2}	2
0.001	10^{-3}	3
0.0001	10^{-4}	4
0.00001	10^{-5}	5
0.000001	10^{-6}	6
0.0000001	10^{-7}	7
0.00000001	10^{-8}	8
0.000000001	10^{-9}	9
0.0000000001	10^{-10}	10
0.00000000001	10^{-11}	11
0.000000000001	10^{-12}	12
0.0000000000001	10^{-13}	13
0.00000000000001	10^{-14}	14

المحاليل المنظمة Buffer Solutions

المحلول الذى يحتوى على حامض ضعيف وملحه (على سبيل المثال حمض الخليك وخلات الصوديوم) أو القاعدة الضعيفة وملحها سوف يقاوم التغير فى تركيز أيونات الهيدروجين وذلك عند إضافة كمية صغيرة من حامض قوى أو قاعدة قوية إليه . هذه المحاليل تسمى بالمحاليل المنظمة buffer solutions . فى النظم الحيوية تعمل النظم المنظمة العريضة من الأحماض الأمينية والبروتينات كأسس للمحاليل المنظمة .

دعنا نستخدم الزوج الشائع المنظم ألا وهو حمض الخليك acetic acid وملحه من خلات الصوديوم لشرح فعل وعمل المنظم . فحمض الخليك حمض ضعيف وبالتالي فإن تأينه ضعيف فى المحلول ، ولو أضفنا كمية صغيرة من NaOH فتنتطلق أيونات الأيدروكسيل فى المحلول وتتعاقد مع أيونات الهيدروجين الحرة فى المحلول المنظم . وهذه الظاهرة تسبب زيادة فى تأين حمض الخليك وهذا بالتالى يحدد التركيز الأصل لأيونات الهيدروجين ، وكلما أضيفت كميات أخرى من NaOH فيزداد كمية تأين حمض الخليك حتى يتأين جميع حمض الخليك فى المحلول ، وعند هذه النقطة أى إضافة جديدة من NaOH سوف تسبب زيادة مفاجئة فى الـ pH . ولو أضيفت كمية صغيرة من حمض الأيدروكلوريك إلى منظم « حمض الخليك - خلات الصوديوم » "acetic acid-sodium acetate" ، فإن أيونات الهيدروجين تنطلق بسرعة وترتبط مع أيونات الخليك ليتكون حمض خليك غير متفكك (undissociated) . وبالتالي لا يوجد تغير فى تركيز أيونات الهيدروجين . دعنا نتذكر خلات الصوديوم الموجودة فى المحلول كأيونات صوديوم وخلات حرة . فكلما أضيف المزيد من HCl فتتحول مزيد من أيونات الخلات إلى حمض الخليك حتى يتم تحويل كل أيونات الخلات . وعندما يحدث ذلك أى مزيد من إضافة HCl سوف تسبب نقص مفاجئ فى الـ pH .

المحاليل المنظمة (البروتينات الذائبة) سائدة فى الخلايا النباتية الحية وتلعب دوراً حيوياً فى بقاء النظم الحية . والإنزيمات تلك المحفزات العضوية للحياة فى العادة تعمل خلال مدى pH ، وأى انحراف ولو قليل فى pH سوف يتلف أو يوقف بالكامل وظيفتها ؛ حيث أن النظم الحية لا تستطيع مقاومة أى زيادة كبيرة أو نقص فى تركيز أيونات الهيدروجين . وفى هذا الشأن فإن معظم العمل الأساسى والجوهري للـ pH فى النظم الحية هو تأثيره على النشاط الإنزيمى ومعدلات تفاعلها واتجاه التفاعل .



Chapter 1

1. Albersheim, P. 1958. Recent developments in the chemistry of cell walls. *Plant Physiol.* 33 (Suppl.): XIVi-XIVii.
2. Albersheim, P. 1965. The substructure of the cell wall. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
3. Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80.
4. Bauer, W.D., K.W. Talmadge, K. Keegstra, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. *Plant Physiol.* 51:174.
5. Beer, M., and G. Setterfield. 1958. Fine structure in thickened primary walls of collenchyma cells of celery petioles. *Am. J. Bot.* 45:571.
6. Birnstiel, M., and B. Hyde. 1963. Protein synthesis by isolated pea nuclei. *J. Cell Biol.* 18:41.
7. Bishop, C., S. Bayley, and G. Setterfield. 1958. Chemical constitution of the primary cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33:283.
8. Bonner, J. 1965. The nucleus. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
9. Brachet, J. 1957. *Biochemical Cytology*. New York: Academic Press.
10. Breidenbach, R.W., P. Castellfranco, and R.S. Criddle. 1967. Biogenesis of mitochondria in germinating peanut cotyledons. II. Changes in cytochromes and mitochondrial DNA. *Plant Physiol.* 42:1035.
11. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1943. The permeability of natural membranes. London: Cambridge University Press.
12. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1952. The permeability of natural membranes, 2nd ed. London: Cambridge University Press.
13. Gibor, A., and S. Granick. 1964. Plastids and mitochondria. *Science* 145:890.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Green, D. 1959. Electron transport and oxidation phosphorylation. *Adv. Enzymol.* 21:73.
16. Green, D. 1959. Mitochondrial structure and function. In T. Hayashi, ed., *Subcellular Particles*. New York: Ronald Press.
17. Hodge, A., J. McLean, and F. Mercer. 1956. A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2:597.
18. Hoffman, H., and G. Grigg. 1958. An electron microscopic study of mitochondria formation. *Exptl. Cell Res.* 15:118.
19. Jensen, W. 1960. The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. *Am. J. Bot.* 47:287.
20. Keegstra, K., K.W. Talmadge, W.D. Bauer, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. III. A model of the walls of suspension-cultured sycamore cells based on the interconnections of the macromolecular components. *Plant Physiol.* 51:188.
21. Kerr, T. 1951. Growth and structure of the primary wall. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
22. Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1964. Morphology of microtubules of plant cells. *Science* 144:872.
23. Mettler, I.J., and R.T. Leonard. 1979. Isolation and partial characterization of vacuoles from tobacco protoplasts. *Plant Physiol.* 64:1114.
24. Pollard, C.J., A. Stemler, and D.F. Blaydes. 1966. Ribosomal ribonucleic acids of chloroplast and mitochondrial preparations. *Plant Physiol.* 41:1323.

25. Porter, K., and R. Machado. 1960. Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7:167.
26. Preston, R. 1955. The submicroscopic structure of plant cell walls. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:731. Berlin: Springer.
27. Preston, R. 1955. Mechanical properties of the cell wall. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:745. Berlin: Springer.
28. Ramsey, J.C., and J.D. Berlin. 1976. Ultrastructural aspects of early stages in cotton fiber elongation. *Am. J. Bot.* 63:868.
29. Ray, P. 1958. Composition of cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33(Suppl.): XIVii.
30. Siegel, S. 1962. *The Plant Cell Wall*. New York: Macmillan.
31. Singer, S.J., and G.L. Nicolson. 1972. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science* 175:720.
32. Suzama, Y., and W.D. Bonner, Jr. 1966. DNA from plant mitochondria. *Plant Physiol.* 41:383.
33. Wardrop, A., and D. Bland. 1959. The process of lignification in woody plants. *Proc. 4th Intl. Congr. Biochem.* New York: Pergamon Press.
34. Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1970. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. New York: Pergamon Press.
35. Watson, M. 1959. Further observations on the nuclear envelope of the animal cell. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6:147.
36. Whaley, W., J. Kephart, and H. Mollenhauer. 1959. Developmental changes in the Golgi apparatus of maize root cells. *Am. J. Bot.* 46:743.
37. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Kephart. 1959. The endoplasmic reticulum and Golgi structures in maize root cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5:501.
38. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Leech. 1960. The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Bot.* 47:401.

39. Wilder, B.M., and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. IV. A structural comparison of the wall hemicellulose of cell suspension cultures of sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and red kidney bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant Physiol.* 51:889.
40. Yatsu, L.Y., and T.J. Jacks. 1972. Spherosome membranes. *Plant Physiol.* 49:937.
41. Ziegler, D., A. Linnana, and D. Green. 1958. Studies on the electron transport system. XI. Correlation of the morphology and enzymatic properties of mitochondrial and sub-mitochondrial particles. *Biochem. Biophys. Acta* 28:524.

Chapter 2

1. Baron, W.M. 1967. *Water and Plant Life*. London: Heinemann Educational Books.
2. Dainty, J. 1963. Water relations of plant cells. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.
3. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
4. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships*. New York: McGraw-Hill.
5. Schull, C.A. 1916. Measurement of the surface forces in soils. *Bot. Gaz.* 62:1.
6. Schull, C.A. 1920. Temperature and rate of moisture intake in seeds. *Bot. Gaz.* 69:361.
7. Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationships*. New York: Academic Press.
8. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. London: Edward Arnold.
9. Taylor, S.A. 1968. Terminology in plant and soil water relations. In T.T. Kozlowski, ed., *Water Deficits and Plant Growth*. New York: Academic Press.
10. Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.

Chapter 3

1. Addoms, R.M. 1946. Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21:109.

2. Anel, O.M. van. 1953. The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta Botan. Neerl.* 2:445.
3. Bennet-Clark, T.A., A.D. Greenwood, and J.W. Barker. 1936. Water relations of osmotic pressures of plant cells. *New Phytol.* 35:277.
4. Breazeale, E.L. 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.* 25:413.
5. Breazeale, J.F., and W.T. McGeorge. 1953. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions. *Soil Sci.* 75:293.
6. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Movement of water vapor in soils. *Soil Sci.* 71:181.
7. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Water absorption by leaves. *Soil Sci.* 72:293.
8. Cormack, R.G.H. 1949. The development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.* 15:583.
9. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
10. Dixon, H.H. 1909. Vitality and the transmission of water through the stems of plants. Notes Botany School, Trinity College, Dublin, 2:5; *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* 12:21.
11. Dixon, H.H. 1910. Transpiration and the ascent of sap. *Progressus Res Botanicae* 3:1.
12. Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
13. Dixon, H.H. 1924. *The Transpiration Stream*. London: University of London Press.
14. Esau, K. 1958. *Plant Anatomy*. New York: Wiley.
15. Fox, D.G. 1933. Carbon dioxide narcosis. *J. Cell. Comp. Physiol.* 3:75.
16. Fritts, H.C. 1958. An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. *Ecology* 39:705.
17. Gessner, F. 1956. Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:215. Berlin: Springer.
18. Grossenbacher, K.A. 1938. Diurnal fluctuation in root pressure. *Plant Physiol.* 13:669.
19. Grossenbacher, K.A. 1939. Autonomic cycle of rate of exudation of plants. *Am. J. Bot.* 26:107.
20. Haise, H.R., H.J. Haas, and L.R. Jensen. 1955. Soil moisture studies of some Great Plains soils. II. Field capacity as related to 4 atmosphere percentage and "Minimum Point" as related to 15- and 26-atmosphere percentages. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 10:20.
21. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
22. Kramer, P.J. 1937. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants. *Am. J. Bot.* 24:10.
23. Kramer, P.J. 1956. Roots as absorbing organs. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:188. Berlin: Springer.
24. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
25. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships*. New York: McGraw-Hill.
26. Kramer, P.J., and W.T. Jackson. 1954. Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29:214.
27. Lott, N.A., and J.J. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants*. St Louis: Mosby.
28. McDermott, J.J. 1941. The effect of the method of cutting on the moisture content of samples from tree branches. *Am. J. Bot.* 28:506.
29. Meyer, B.S., D.B. Anderson, R.H. Böning, D.G. Fratiannie. 1973. *Introduction to Plant Physiology*. 2nd ed. New York: Van Nostrand.
30. Münch, E. 1931. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
31. Overton, J.B. 1911. Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus*. II. *Bot. Gaz.* 51:102.
32. Richards, L.A., and L.R. Weaver. 1944. Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. *J. Agr. Res.* 69:215.

33. Roberts, E.A., M.D. Southwick, and D.H. Palmiter. 1948. A microchemical examination of McIntosh apple leaves showing relationship of cell wall constituents to penetration of spray solutions. *Plant Physiol.* 23:557.
34. Seifriz, W. 1942. *Some Physical Properties of Protoplasm and Their Bearing on Structure: The Structure of Protoplasm*. Ames: Iowa State College Press.
35. Skoog, F., T.C. Broyer, and K.A. Grossenbacher. 1938. Effect of auxin on rates, periodicity, and osmotic relations in exudation. *Am. J. Bot.* 25:749.
36. Slatyer, R.O. 1955. Studies of the water relations of crop plants grown under natural rainfall in northern Australia. *Australian J. Agr. Research* 6:365.
37. Slatyer, R.O. 1957. The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. *Bot. Rev.* 23:585.
38. Slatyer, R.O. 1957. The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants. *Australian J. Biol. Sci.* 10:320.
39. Stiles, W. 1924. *Permeability*. London. Wheldon & Wesley.
40. Stocking, C.R. 1956. Root pressure. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:583. Berlin: Springer.
41. Strasburger, E. 1891. Über den Bau und die Vorrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. *Hist. Beitr. Jena* 3:609.
42. Strasburger, E. 1893. Über das Saftsteigen. *Hist. Beitr. Jena* 5:1.
43. Thimann, K.V. 1951. Studies on the physiology of cell enlargement. *Growth Symposium* 10:5.
44. Thut, H.F. 1932. Demonstrating the lifting power of transpiration. *Am. J. Bot.* 19:358.
45. Vaadia, Y. 1960. Autonomic diurnal fluctuations in rate of exudation and root pressure of decapitated sunflower plants. *Physiol. Plant.* 13:701.
46. Wadleigh, C.H., and A.D. Ayers. 1945. Growth and biochemical composition of

bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. *Plant Physiol.* 20:106.

47. Wadleigh, C.H., H.G. Gauch, and O.C. Magistad. 1946. Growth and rubber accumulation in guayule as conditioned by soil salinity and irrigation regime. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 925.
48. White, P.R. 1938. "Root pressure"—an unappreciated force in sap movement. *Am. J. Bot.* 25:223.

Chapter 4

1. Bailey, L.F., J.S. Rothacher, and W. H. Cummings. 1952. A critical study of the cobalt chloride method of measuring transpiration. *Plant Physiol.* 27:563.
2. Barnett, N.M., and A.W. Naylor. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41:1222.
3. Baron, W.M.M. 1967. *Water and Plant Life*. London: Heinemann.
4. Black, C.C., J.F. Turner, M. Gibbs, D.W. Krogmann, and S.A. Gordon. 1962. Studies on photosynthetic processes. II. Action spectra and quantum requirement for triphosphopyridine nucleotide reduction and the formation of adenosine triphosphate by spinach chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 237:580.
5. Brown, H.T., and F. Escombe. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation of plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)*, B, 193:223.
6. Brown, W.V., and G.A. Pratt. 1965. Stomatal inactivity in grasses. *Southwest. Natur.* 10:48.
7. Chen, D.B., B. Kessler, and S.P. Monselesse. 1964. Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. *Plant Physiol.* 39:379.
8. Cullinan, F.P. 1920. Transpiration studies

- with the apple. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 17:232.
9. Cummings, W.H.A. 1941. A method of sampling the foliage of a silver maple tree. *J. Forestry* 39:382.
 10. Curtis, L.C. 1943. Deleterious effects of guttated fluids on foliage. *Am. J. Bot.* 30:778.
 11. Esau, K. 1965. *Plant Anatomy*, 2nd ed. New York: Wiley.
 12. Fujino, M. 1959. Stomatal movement and active migration of potassium (translated). *Kagaku* 29:660.
 13. Goatley, J.L., and R.W. Lewis. 1966. Composition of guttation fluid from rye, wheat, and barley seedlings. *Plant Physiol.* 41:373.
 14. Griep, W. 1940. Über den Einfluss von Ausseifaktoren auf die Wirkung des Windes auf die Transpiration der Pflanzen. *Z. Bot* 35:1.
 15. Guttenberg, H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 17:399. Berlin: Springer
 16. Harrison, M.A., and P.F. Saunders. 1975. The abscisic content of dormant birch buds. *Planta* 123:291.
 17. Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Abscisic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250.
 18. Hauke, R.L. 1957. The stomatal apparatus of *Equisetum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 84:178.
 19. Heath, O.V.S. 1952. The role of starch in the light response of stomata. Part II. The light response of stomata *Allium cepa*, together with some preliminary observations on the temperature response. *New Phytol* 51:30.
 20. Heath, O.V.S. 1959. The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 21. Hylmø, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant* 8:433.
 22. Imamura, S. 1943. Investigations of the mechanisms of turgor changes in guard cells (translated). *Jap. J. Bot.* 12:251.
 23. Invanoff, S.S. 1944. Guttation-salt injury on leaves of cataloupe, pepper, and onion. *Phytopathology* 34:436.
 24. Kelley, V.W. 1932. The effect of pruning of excised shoots on the transpiration rate of some deciduous fruit species. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 29:71.
 25. Kemble, A.R., and H.T. Macpherson. 1954. Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. *Biochem J.* 58:46.
 26. Kozłowski, T.T. 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. Forestry* 53:508.
 27. Kozłowski, T.T. 1958. Water relations and growth of trees. *J. Forestry* 56:498.
 28. Kozłowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
 29. Kramer, P.J. 1957. Outer space in plants. *Science* 125:633.
 30. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 31. Levitt, J. 1974. The mechanism of stomatal movement—once more. *Protoplasma* 82:1.
 32. Lloyd, F.E. 1908. The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 82:1.
 33. Loftfield, J.V.G. 1921. The behavior of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 314:1.
 34. Manners, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 35. Mansfield, T.A. 1965. Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration. *Physiol. Plant.* 18:79.
 36. Martin, E.V., and F.E. Clements. 1935. Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* 10:613.
 37. Maximov, N.A. 1928. *The Plant in Relation to Water*. English translation by R.H. Yapp. London. Allen & Unwin.
 38. Meidner, H., and T.A. Mansfield. 1965. Stomatal responses to illumination. *Biol. Rev.* 40:483.

39. Meyer, B.S. 1956. The hydrodynamic system. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:596. Berlin: Springer.
40. Miller, E.C. 1938. *Plant Physiology*. New York: McGraw-Hill.
41. Möller, C.M. 1947. The effect of thinning, age, and site of foliage, increment, and loss of dry matter. *J. Forestry* 45:393.
42. Parker, J. 1949. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiol.* 24:739.
43. Pettersson, S. 1960. Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanisms for sulphate. *Physiol. Plant* 13:133.
44. Raschke, K. 1965. Die Stomata als Glieder eines schwengungsfähigen CO₂ Regelsystems. Experimentelles Nachweis an *Zea mays*. *L. Z. Naturforsch.* 20:1261.
45. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309.
46. Satoo, T. 1955. The influence of wind on transpiration of some conifers. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 50:27.
47. Satoo, T. 1962. Wind, transpiration, and tree growth. In T.T. Kozlowski, ed., *Tree Growth*. New York: Ronald Press.
48. Sayre, J.D. 1926. Physiology of the stomata of *Rumex patientia*. *Ohio J. Sci.* 26:233.
49. Scarth, G.W. 1932. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiol.* 7:481.
50. Shapiro, S. 1951. Stomata on the ovules of *Zamia floridana*. *Am. J. Bot.* 38:47.
51. Small, J., M.I. Clarke, and J. Crosbie-Baird. 1942. pH phenomena in relation to stomatal opening. *Proc. Roy. Soc. (Edinburgh)* 11.-V., B, 61:233.
52. Steward, F.C. 1964. *Plants at Work*. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
53. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. Santa Ana, Calif.: Arnold.
54. Ting, I.P., and W.E. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
55. Turrell, F.M. 1936. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. J. Bot.* 23:255.
56. Turrell, F.M. 1944. Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. *Bot. Gaz.* 105:413.
57. Wilson, C.C. 1948. The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant Physiol.* 23:5.
58. Winneberger, J.H. 1958. Transpiration as a requirement for growth of land plants. *Physiol. Plant* 11:56.
59. Wright, S.T.C., and R.W.P. Hiron. 1972. The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions. In D.J. Can, ed., *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
60. Wyle, R.B. 1948. The dominant role of the epidermis in leaves of *adiantum*. *Plant Physiol.* 35:465.
61. Yemm, E.W., and A.J. Willis. 1954. Stomatal movements and changes of carbohydrates in leaves of *Chrysanthemum maximum*. *New Phytologist* 53:373.
62. Yun, H.C., and Y.T. Tung. 1948. Phosphorylase in guard cells. *Science* 108:87.
63. Zelitch, I. 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 47:1423.
64. Zelitch, I. 1963. The control and mechanisms of stomatal movement. In I. Zelitch, ed., *Stomata and Water Relations in Plants*. New Haven: Connecticut Agr. Exp. Sta.

Chapter 5

1. Allen, M.B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. *Archiv. Mikrobiol.* 17:34.
2. Allen, M.B., and D.I. Arnon. 1955. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. I. Growth and nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. *Plant Physiol.* 30:366.
3. Atway, F.J., A.W. Marsh, and W.J. Methley. 1937. Sufficiency of atmosphere sulfur for maximum crop yields. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 2:229.
4. Amin, J.V., and H.E. Joham. 1958. A molybdenum cycle in the soil. *Soil Sci.* 85:156.

5. Amon, D.I., and D.R. Hoagland. 1940. Crop production in artificial solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.* 50:463.
6. Barshad, I. 1951. Factors affecting the molybdenum content of pasture plants. I. Nature of soil molybdenum, growth of plants, and soil pH. *Soil Sci.* 71:297.
7. Beeson, K.C. 1959. Magnesium in soils—sources, availability and zonal distribution. In D.H. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 1-11.
8. Bertrand, G. 1905. Sur l'emploi favorable du manganèse comme engrais. *C.R. Acad. Sci. Paris* 141:1255.
9. Bingham, F.T., J.P. Martin, and J.A. Chastain. 1958. Effects of phosphorus fertilization of California soils on minor element nutrition of *Citrus*. *Soil Sci.* 86:24.
10. Bould, C. 1963. Mineral nutrition of plants in soils. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
11. Broyer, T.C., A.B. Carlton, C.M. Johnson, and P.R. Stout. 1954. Chlorine—a micro-nutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29:526.
12. Camp, A.F. 1945. Zinc as a nutrient in plant growth. *Soil Sci.* 60:156.
13. Chapman, H.D. 1939. Absorption of iron from finely ground magnetite by citrus seedlings. *Soil Sci.* 49:309.
14. Cole, C.V., and M.L. Jackson. 1950. Colloidal dihydroxy dihydrogen phosphates of aluminum and iron with crystalline character established by electron and x-ray diffraction. *Physic. Colloid. Chem.* 54:128.
15. de Saussure, N.T. 1804. *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris: V. Nyon.
16. Drake, M., D.H. Sieding, and G.D. Scarseth. 1941. Calcium-boron ratio as an important factor in controlling boron starvation. *J. Am. Soc. Agron.* 33:454.
17. Hanna, W.J. 1959. Magnesium as a fertilizer element. In D.J. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 12-19.
18. Harmer, P.M., and E.J. Benne. 1945. Sodium as a crop nutrient. *Soil Sci.* 60:137.
19. Hasler, A. 1943. Über das Verhalten des Kupfers im Boden. *Mitt. Lebensmittelunters. u. Hyg.* 34:79.
20. Hewitt, E.J. 1963. Mineral nutrition of plants in culture media. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
21. Hewitt, E.J., E.W. Bolle-Jones, and P. Miles. 1954. The production of copper, zinc and molybdenum deficiencies in crop plants with special reference to some effects of water supply and seed reserves. *Plant Soil* 5:205.
22. Holm-Hansen, O., G.C. Gerloff, and F. Skoog. 1954. Cobalt as an essential element for blue-green algae. *Physiol. Plant.* 7:665.
23. Kutruck, J.A., and M.L. Jackson. 1955. Common ion effect of phosphate solubility. *Soil Sci.* 79:415.
24. Leeper, G.W. 1947. The forms and reactions of manganese in the soil. *Soil Sci.* 63:79.
25. Luebig, J. 1840. *Organic Chemistry in Its Applications to Agriculture and Physiology*. L. Playfair, ed. London: Taylor and Walton.
26. Lipman, C.B. 1938. Importance of silicon, aluminum and chlorine for higher plants. *Soil Sci.* 45:189.
27. Longstaff, W.H., and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. *Soil Sci.* 71:167.
28. Lucas, R.E. 1948. Chemical and physical behavior of copper in organic soils. *Soil Sci.* 66:119.
29. Lynd, J.Q., and L.M. Turk. 1948. Overliming injury on an acid sandy soil. *J. Am. Soc. Agron.* 40:205.
30. Lyon, T.L., H.O. Buckman, and N.C. Brady. 1952. *The Nature and Properties of Soils*. New York: Macmillan.
31. Marshall, C.E. 1951. The activities of cations held by soil colloids and the chemical environment of plant roots. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.

32. McAuliffe, C.D., N.S. Hall, L.A. Dean, and S.B. Hendricks. 1948. Exchange reactions between phosphates and soils: hydroxylic surfaces of soil minerals. *Proc. Soil Sci. Am.* 12:119.
33. McLean, F.T., and B.E. Gilbert. 1927. The relative aluminum tolerance of crop plants. *Soil Sci.* 24:163.
34. Menzel, R.G., and M.L. Jackson. 1950. Mechanism of sorption of hydroxy cupric ion by clays. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 15:122.
35. Miller, C.E., L.M. Turk, and H.D. Foth. 1951. *Fundamentals of Soil Science*. New York: Wiley.
36. Olsen, S.R. 1953. Inorganic phosphorus in alkaline and calcareous soils. *Agronomy* 4:89.
37. Olsen, S.R. 1953. The measurement of phosphorus on the surface of soil particles and its relationship to plant available phosphorus. *Kansas Agr. Exp. Sta. Rept.* 4:59.
38. Osterhout, W.J.V. 1906. On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. *Bot. Gaz.* 42:127.
39. Osterhout, W.J.V. 1912. Plants which require sodium. *Bot. Gaz.* 54:532.
40. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
41. Quastel, J.H. 1963. Microbial activities of soil as they affect plant nutrition. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
42. Reeve, E., and J.W. Shive. 1944. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition. *Soil Sci.* 57:1.
43. Rogers, L.H., and C. Wu. 1948. Zinc uptake by oats as influenced by application of lime and phosphate. *J. Am. Soc. Agron.* 40:563.
44. Sommer, A.L. 1926. Studies concerning essential nature of aluminum and silicon for plant growth. *Univ. Calif. Publ. Agr. Sci.* 5:2.
45. Steenberg, F. 1950. Investigations on microelements from a practical point of view. In *Trace Elements in Plant Physiology*. *Lotsya* 3:87.
46. Steinberg, R.A. 1938. The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger*. *J. Agr. Res.* 57:569.
47. Steinberg, R.A. 1941. Use of *Lemna* for nutrition studies on green plants. *J. Agr. Res.* 62:423.
48. Steinberg, R.A. 1945. Use of microorganisms to determine essentiality of minor elements. *Soil Sci.* 60:185.
49. Steinberg, R.A. 1946. Mineral requirements of *Lemna minor*. *Plant Physiol.* 21:42.
50. Stiles, W. 1958. Other elements. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:599. Berlin: Springer.
51. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*. London: Cambridge University Press.
52. Stout, P.R., and D.I. Arnon. 1939. Experimental methods for the study of the role of copper, manganese and zinc in the nutrition of higher plants. *Am. J. Bot.* 26:144.
53. Ulrich, A., and K. Ohki. 1956. Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31:171.
54. Wiklander, L. 1958. The soil. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 4:118. Berlin: Springer.
55. Wiklander, L., G. Hallgren, and E. Jonsson. 1950. Studies on gyttja soils. III. *Kungl. Lantbrukshogsk. Ann.* 17:425.
56. Wilson, B.D. 1926. Sulfur supplied to the soil in rainwater. *J. Am. Soc., Agron* 18:1108.
57. Woodward, J. 1699. Some thoughts and experiments on vegetation. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 21:382.

Chapter 6

1. Arnon, D.I., P.R. Stout, and F. Sipes. 1940. Radioactive phosphorus as an indicator of phosphorus absorption of tomato plants at various stages of development. *Am. J. Bot.* 27:791.
2. Bennet-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
3. Biddulph, O. 1941. Diurnal migration of in-

- jected radiophosphorus from bean leaves. *Am. J. Bot.* 28:348.
4. Biddulph, O. 1959. Translocation of inorganic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
5. Biddulph, O., S.F. Biddulph, R. Cory, and H. Koontz. 1958. Circulation patterns for P^{32} , S^{35} , and Ca^{45} in the bean plant. *Plant Physiol.* 33:293.
6. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO , P^{32} and $C^{14}O_2$. *Plant Physiol.* 32:608.
7. Biddulph, O., and J. Markle. 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 31:65.
8. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 43:143.
9. Brouwer, R. 1956. Investigations into occurrence of active and passive components in the ion uptake by *Vicia faba*. *Acta Bot. Néerl.* 5:287.
10. Broyer, T.C., and D.R. Hoagland. 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movements of salts and water in plants. *Am. J. Bot.* 30:261.
11. Butler, G.W. 1953. Ion uptake by young wheat plants. II. The "apparent free space" of wheat roots. *Physiol. Plant.* 5:617.
12. Clements, H.F., and C.J. Engard. 1938. Upward movement of inorganic solutes as affected by a girdle. *Plant Physiol.* 13:103.
13. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
14. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
15. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
16. Curtis, O.F. 1935. *The Translocation of Solutes in Plants: A Critical Consideration of Evidence Bearing upon Solute Movement*. New York: McGraw-Hill.
17. Epstein, E. 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. *Plant Physiol.* 30:529.
18. Epstein, E. 1956. Mineral nutrition of plants: mechanisms of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:1.
19. Epstein, E., and C.E. Hagen. 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27:457.
20. Epstein, E., and J.E. Leggett. 1954. The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism. *Am. J. Bot.* 41:788.
21. Handley, R., and R. Overstreet. 1955. Respiration and salt absorption by excised barley roots. *Plant Physiol.* 30:418.
22. Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25.
23. Higinbotham, N. 1973. The mineral absorption process in plants. *Bot. Rev.* 39:15.
24. Hoagland, D.R. 1944. *Lectures on the inorganic nutrition of plants*. Chronica botanica, Waltham, Mass.
25. Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163.
26. Honert, T.H. van den, J.J.M. Hooymans, and W.S. Volkers. 1955. Experiments on the relation between water absorption and mineral uptake by plant roots. *Acta Bot Néerl.* 4:139.
27. Hope, A.B. 1953. Salt uptake by root tissue cytoplasm: the relation between uptake and external concentration. *Australian J. Biol. Sci.* 6:396.
28. Hope, A.B., and P.G. Stevens. 1952. Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. *Australian J. Sci. Res.* B-1:335.
29. Hopkins, H.T. 1956. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31:155.
30. Hylmö, B. 1953. Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plant.* 6:333.
31. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
32. Jenny, H. 1951. Contact phenomena be-

- tween absorbents and their significance in plant nutrition. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.
33. Jenny, H., and R. Overstreet. 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* 47:257.
 34. Kooztz, H., and O. Biddulph. 1957. Factors regulating absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiol.* 32:463.
 35. Kramer, P.J. 1956. Relative amounts of mineral absorption through various regions of roots. U.S. Atomic Energy Commission Report TID-7512 287.
 36. Kylin, A., and B. Hylmö. 1957. Uptake and transport of sulfate in wheat. Active and passive components. *Physiol. Plant.* 10:467.
 37. Leggett, J.E., and E. Epstein. 1956. Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31:222.
 38. Levitt, J. 1957. The significance of "apparent free space" (AFS) in ion absorption. *Physiol. Plant.* 10:882.
 39. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
 40. Lundegårdh, H. 1950. The translocation of salts and water through wheat roots. *Physiol. Plant.* 3:103.
 41. Lundegårdh, H. 1954. Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 8:262.
 42. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
 43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1931. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium, and calcium. *Ann. Bot.* 45:126.
 44. Mason, T.G., E.J. Maskell, and E. Phillis. 1936. Concerning the independence of solute movement in the phloem. *Ann. Bot.* 50:23.
 45. Olsen, C. 1942. Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Sér. chim. 24:69.
 46. Overstreet, R., L. Jacobson, and R. Handley. 1952. The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. *Plant Physiol.* 27:583.
 47. Pfeffer, W. 1900. The mechanism of absorption and translocation. pp. 86-175 (Chapter 4). In *The Physiology of Plants*, vol. I. Translated and edited by A.J. Ewart. London: Oxford University Press.
 48. Phillis, E., and T.G. Mason. 1940. The effect of ringing on the upward movement of solutes from the roots. *Ann. Bot.* 4:635.
 49. Rediske, J.H., and O. Biddulph. 1953. The absorption and translocation of iron. *Plant Physiol.* 28:576.
 50. Rees, W.J. 1949. The salt relations of plant tissues. IV. Some observations on the effect of the preparation of storage tissue on its subsequent absorption of manganese chloride. *Ann. Bot.* 13:29.
 51. Robertson, R.N. 1958. The uptake of minerals. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:243 Berlin: Springer.
 52. Robertson, R.N., M.J. Wilkins, and D.C. Weeks. 1951. Studies in the metabolism of plant cells. IX. The effects of 2,4-dinitrophenol on salt accumulation and salt respiration. *Australian J. Sci. Res.* B4:248.
 53. Russell, R.S., and D.A. Barber. 1960. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:127.
 54. Steward, F.C. 1935. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem.* 4:519.
 55. Steward, F.C., and J.F. Sutcliffe. 1959. Plants in relation to inorganic salts. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 56. Stout, P.R., and D.R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Am. J. Bot.* 26:320.

57. Sutcliffe, J.F. 1962. *Mineral Salts Absorption in Plants*. New York: Pergamon Press.
58. Viets, F.G. 1944. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19:466.

Chapter 7

1. Agarwala, S.C., and E.J. Hewitt. 1954. Molybdenum as a plant nutrient. IV. The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in chlorophyll and ascorbic acid fractions in cauliflower plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 29:291.
2. Arnon, D.I. 1959. Chloroplasts and photosynthesis. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:181.
3. Bandurski, R.S., L.G. Wilson, and C.L. Squires. 1956. The mechanism of "active sulfate" formation. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6408.
4. Bennett-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
5. Brown, L., and C.C. Wilson. 1952. Some effects of zinc on several species of *Gossypium* L. *Plant Physiol.* 27:812.
6. Burström, H. 1939. Über die Schwermetallkatalyse der Nitratassimilation. *Planta* 29:292.
7. Calvin, M. 1954. Chelation and catalysis. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
8. Davidson, F.M., and C.M. Long. 1958. The structure of the naturally occurring phosphoglycerides. 4. Action of cabbage leaf phospholipase. *Biochem. J.* 69:458.
9. Davis, D.E. 1949. Some effects of calcium deficiency on the anatomy of *Pinus taeda*. *Am. J. Bot.* 36:276.
10. Eaton, S.V. 1935. Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the soybean. *Bot. Gaz.* 97:68.
11. Eaton, S.V. 1941. Influence of sulfur deficiency on metabolism of the sunflower. *Bot. Gaz.* 102:533.
12. Eaton, S.V. 1942. Influence of sulfur deficiency on metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 104:306.
13. Eaton, S.V. 1949. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of sunflowers. *Bot. Gaz.* 110:449.
14. Eaton, S.V. 1950. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of soybean. *Bot. Gaz.* 111:426.
15. Eaton, S.V. 1951. Effects of sulfur deficiency on the growth and metabolism of the tomato. *Bot. Gaz.* 112:300.
16. Eaton, S.V. 1952. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 113:301.
17. Eltinge, E.T. 1941. Effects of manganese deficiency upon the histology of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiol.* 16:189.
18. Eversole, R.A., and E.L. Tatum. 1956. Chemical alteration of crossing over frequency in *Chlamydomonas*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 42:68.
19. Eyster, C., T.E. Brown, H. Tanner, and S.L. Hood. 1958. Manganese requirement with respect to growth, Hill reaction and photosynthesis. *Plant Physiol.* 33:235.
20. Florell, C. 1956. The influence of calcium on root mitochondria. *Physiol. Plant.* 9:236.
21. Florell, C. 1957. Calcium, mitochondria and anion uptake. *Physiol. Plant.* 10:781.
22. Gauch, H.G. 1957. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8:31.
23. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
24. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1954. *The Physiological Role of Boron in Higher Plants: A Review and Interpretation*. Tech. Bull. A-80. Agr. Exp. Sta., University of Maryland.
25. Gilbert, F.A. 1951. The place of sulfur in plant nutrition. *Bot. Rev.* 17:671.
26. Goldacre, P.L. 1961. The indole-3-acetic acid oxidase-peroxidase of peas. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.

27. Granick, S. 1950 Iron metabolism in animals and plants *Harvey Lectures Ser.* 44:220.
28. Green, L.F., J.F. McCarthy, and C.G. King. 1939. Inhibition of respiration and photosynthesis in *Chlorella pyrenoidosa* by organic compounds that inhibit copper catalysis. *J. Biol. Chem.* 128:447.
29. Hall, J.D., R. Barr, A.H. Al-Abbas, and F.L. Crane. 1972 The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient maize leaves. *Plant Physiol.* 50:404.
30. Hewitt, E.J. 1945 Marsh spot in beans. *Nature* 155:22.
31. Hewitt, E.J. 1963 The essential nutrient elements requirements and interactions in plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology* New York: Academic Press.
32. Hewitt, E.J., S.C. Agarwala, and E.W. Jones. 1950 Effect of molybdenum status on the ascorbic acid content of plants in sand culture. *Nature* 166:1119.
33. Hoch, F.L., and B.L. Vallee. 1958. The metabolic role of zinc. In C.A. Lamb, O.G. Bentley, and J.M. Beattie, eds., *Trace Elements* New York: Academic Press.
34. Hyde, B.B., and R.L. Paliwal. 1958. Studies on the role of cations in the structure and behaviour of plant chromosomes. *Am. J. Bot.* 45:433.
35. Iljin, W.S. 1952 Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calciosis). III. Mineral elements. *Plant Soil* 4:11.
36. Jacobson, L. 1945 Iron in the leaves and chloroplasts of some plants in relation to chlorophyll content. *Plant Physiol.* 20:233.
37. Jacobson, L., and J.J. Oertli. 1956. The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol.* 31:199.
38. Joham, H.E. 1957. Carbohydrate distribution as affected by calcium deficiency in cotton. *Plant Physiol.* 32:113.
39. Kalra, G.S. 1956. Responses of the tomato plant to calcium deficiency. *Bot. Gaz.* 118:18.
40. Keilin, D., and T. Mann. 1940. Carbonic anhydrase. *Biochem. J.* 34:1163.
41. Kenten, R.H. 1955. The oxidation of indole-3-acetic acid by waxpod bean root sap and peroxidase systems. *Biochem. J.* 59:110.
42. Kessler, E. 1955. On the role of manganese in the oxygen-evolving system in photosynthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 59:527.
43. Kessler, E., W. Arthur, and J.E. Brugger. 1957. The influence of manganese and phosphate on delayed light emission, fluorescence, photoreduction and photosynthesis in algae. *Arch. Biochem. Biophys.* 71:326.
44. Lindner, R.C., and C.P. Harley. 1944. Nutrient interrelations in lime-induced chlorosis. *Plant Physiol.* 19:420.
45. Loustalot, A.J., F.W. Burrows, S.G. Gilbert, and A. Nason. 1945. Effect of copper and zinc deficiencies on the photosynthesis activity of the foliage of young tung trees. *Plant Physiol.* 20:283.
46. Lutman, B.F. 1934. *Cell Size and Structure in Plants as Affected by Inorganic Elements*. Bull. 383. Agr. Exp. Sta. University of Vermont.
47. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient anion supply. *Bot. Gaz.* 105:394.
48. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient cation supply. *Bot. Gaz.* 105:441.
49. McElroy, W.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of micronutrient elements in enzyme systems. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5:1.
50. Mazia, D. 1954. The particulate organization of the chromosome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 40:521.
51. Morton, A.G., and D.J. Watson. 1948. A physiological study of leaf growth. *Ann. Bot.* 12:281.
52. Nason, A. 1950. Effect of zinc deficiency on the synthesis of tryptophan by *Neurospora* extracts. *Science* 112:111.
53. Nason, A. 1956. Enzymatic steps in the assimilation of nitrate and nitrite in fungi and green plants. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*

- Baltimore, M.D.: Johns Hopkins University Press.
54. Nason, A., N.O. Kaplan, and H.O. Oldewurtel. 1953. Further studies of nutritional conditions affecting enzymatic constitution in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 201:435.
 55. Nason, A., and W.D. McElroy. 1963. Modes of action of the essential mineral elements. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 56. Neish, A.C. 1939. Studies on chloroplasts. II. Their chemical composition and the distribution of certain metabolites between the chloroplasts and the remainder of the leaf. *Biochem. J.* 33:300.
 57. Njoku, E. 1957. The effect of mineral nutrition and temperature on leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytol.* 56:154.
 58. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
 59. Possingham, J.V. 1956. The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants. I. A comparison of effects of deficiencies of copper, zinc, manganese, iron and molybdenum. *Australian Biol. Sci.* 9:539.
 60. Price, C.A., and E.F. Carell. 1964. Control by iron of chlorophyll formation and growth in *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.* 39:862.
 61. Reed, H.S. 1946. Effects of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. *Am. J. Bot.* 33:778.
 62. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. Identification of enzymatically active sulfate as adenosine-3'-phosphate-5'-phosphosulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:2652.
 63. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. The enzymatic sequence in the biosynthesis of active sulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6409.
 64. Sadana, J.C., and W.D. McElroy. 1957. Nitrate reductase from *Achromobacter fischeri*. Purification and properties: functions of flavins and cytochrome. *Arch. Biochem. Biophys.* 67:16.
 65. Sisler, E.C., W.M. Dugger, and H.G. Gauch. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. *Plant Physiol.* 31:11.
 66. Skoog, F. 1940. Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Am. J. Bot.* 27:939.
 67. Smith, P.F., W. Reuther, and A.W. Specht. 1950. Mineral composition of chlorotic orange leaves and some observations on the relation of sample preparation technique to the interpretation of results. *Plant Physiol.* 25:496.
 68. Steffensen, D. 1953. Induction of chromosome breakage at meiosis by a magnesium deficiency in *Tradescantia*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 39:613.
 69. Steffensen, D. 1955. Breakage of chromosomes in *Tradescantia* with a calcium deficiency. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 41:155.
 70. T'so, P.O.P., J. Bonner, and J. Vinograd. 1957. Physical and chemical properties of microsomal particles from pea seedlings. *Plant Physiol. Suppl.* 32:XII.
 71. Tsui, C. 1948. The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Am. J. Bot.* 35:172.
 72. Wallihan, E.F. 1955. Relation of chlorosis to concentration of iron in citrus leaves. *Am. J. Bot.* 42:101.
 73. Webster, G.C. 1953. Peptide bond synthesis in higher plants. I. *Arch. Biochem. Biophys.* 47:241.
 74. Webster, G.C. 1956. Effect of monovalent ions on the incorporation of amino acids into protein. *Biochem. Biophys. Acta* 20:565.
 75. Webster, G.C., and J.E. Varner. 1954. Mechanism of enzymatic synthesis of gamma-glutamylcysteine. *Federation Proc.* 13:1049.
 76. Weinstein, L.H., E.R. Purvis, A.N. Meiss, and R.L. Uhler. 1954. Absorption and translocation of ethylenediamine tetraacetic acid by sunflower plants. *J. Agr. Food Chem.* 2:421.
 77. Wiessner, W. 1962. Inorganic micronutrients. In R.A. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.

Chapter 8

1. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1960. Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci* 90:205.
2. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1961. The essentiality of cobalt for soybean plants grown under symbiotic conditions. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.* 47:24.
3. Allen, E.K., and O.N. Allen. 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:48 Berlin. Springer.
4. Aninsen, C.B. 1959 *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
5. Aslam, M., R.C. Huffaker, and R.L. Travis. 1973. The interaction of respiration and photosynthesis in induction of nitrate reductase activity. *Plant Physiol* 52:137.
6. Beevers, H., L.E. Schrader, D. Flesher, and R.H. Hageman. 1965. The role of light and nitrate in the induction of nitrate reductase in radish cotyledons and maize seedlings. *Plant Physiol* 40:691.
7. Bollard, E.G. 1959. Urease, urea and ureides in plants *Symp. Soc. Exp. Biol* 13:304.
8. Dalling, M.J., D.P. Huckleby, and R.H. Hageman. 1973. A comparison of nitrite reductase enzymes from green leaves, scutella, and roots of corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol* 51:481.
9. Dart, P.J. 1971. Scanning electron microscopy of plant roots. *J. Exp. Bot.* 22:163.
10. Epstein, E. 1965. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
11. Evans, H.J., and M. Khewer. 1964. Vitamin B₁₂ compounds in relation to the requirements of cobalt for higher plants and nitrogen-fixing organisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 112:735.
12. Evans, H.J., and A. Nason. 1953. Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. *Plant Physiol* 28:233.
13. Gest, H., J. Judis, and H.D. Peck. 1956. Reduction of molecular nitrogen and relationships with photosynthesis and hydrogen metabolism. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Hageman, R.H., and D. Flesher. 1960. Nitrate reductase activity in corn seedlings as affected by light and nitrate content of nutrient medium. *Plant Physiol* 35:700.
16. Harris, G.P. 1954. Amino acids as sources of nitrogen for the growth of isolated oat embryos. *New Phytol.* 55:253.
17. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea of other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem. (Tokyo)* 45:57.
18. Hewitt, E.J., and M.M.R.K. Afridi. 1959. Adaptive synthesis of nitrate reductase in higher plants. *Nature* 183:57.
19. Hinsvark, O.N., S.H. Wittwer, and H.B. Tukey. 1953. The metabolism of foliar-applied urea. I. Relative rates of C¹⁴O₂ production by certain vegetable plants treated with labeled urea. *Plant Physiol* 28:70.
20. Kannangara, C.G., and H.W. Woolhouse. 1967. The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. *New Phytol.* 66:553.
21. Kemp, J.D., D.E. Atkinson, A. Ehret, and R.A. Lazzarini. 1963. Evidence for the identity of the nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-specific sulfite and nitrite reductase of *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.* 238:3466.
22. Medina, A., and D.J.D. Nicholas. 1957. Metallo-enzymes in the reduction of nitrite to ammonia in *Neurospora*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:138.
23. Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
24. Murphy, M.J., L.M. Siegel, S.R. Tove, and

- H. Kamin. 1974. Siroheme: a new prosthetic group participating in six-electron reduction reactions catalyzed by both sulphite and nitrite reductases. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 71:612.
25. Nason, A., and H.J. Evans. 1954. Triphosphopyridine nucleotide-nitrate reductase in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 202:655.
26. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of nitrate reductase from *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 211:183.
27. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1955. Role of molybdenum as a constituent of nitrate reductase from soybean leaves. *Plant Physiol.* 30:135.
28. Nightingale, G.T., L.G. Schermerhorn, and W.R. Robbins. 1928. *The Growth Status of the Tomato as Correlated with Organic Nitrogen and Carbohydrates in Roots, Stems and Leaves*. Bull. 461. N.J. Agr. Exp. Sta.
29. Paulsen, G.M., and J.E. Harper. 1968. Evidence for a role of calcium in nitrate assimilation in wheat seedlings. *Plant Physiol.* 43:775.
30. Phillips, D.A., R.M. Daniel, C.A. Appleby, and H.J. Evans. 1973. Isolation from *Rhizobium* of factors which transfer electrons to soybean nitrogenase. *Plant Physiol.* 51:136.
31. Phillips, D.A., R.L. Howard, and H.J. Evans. 1973. Studies on the genetic control of a nitrogenase component in leguminous root nodules. *Physiol. Plant* 28:248.
32. Ritenour, G.L., K.W. Joy, J. Bunning, and R.H. Hageman. 1967. Intracellular localization of nitrate reductase, nitrite reductase, and glutamic acid dehydrogenase in green leaf tissue. *Plant Physiol.* 42:233.
33. Smillie, R.M., and B. Entach. 1971. Phytoflavin. In A. San Pietro, ed., *Methods in Enzymology*, vol. 23. New York: Academic Press.
34. Stevens, S.E., and C. Van Baalen. 1973. Characteristics of nitrate in a mutant of the blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum*. *Plant Physiol.* 51:350.
35. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*, 3rd ed. New York: Cambridge University Press.
36. Stiller, M. 1966. Hydrogenase-mediated nitrite reduction in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 41:348.
37. Stiller, M., and J.K.H. Lee. 1964. Hydrogenase activity in *Chlorella*. *Biochim. Biophys. Acta* 93:174.
38. Street, H.E., and D.E.G. Sheat. 1958. The absorption and availability of nitrate and ammonia. In W. Ruhland, ed. *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:150. Berlin: Springer.
39. Thimann, K.V. 1939. The physiology of nodule formation. *Trans. Third. Comm. Intern. Soc. Soil Sci.*, New Brunswick, N.J.
40. Tiedjens, V.A. 1934. Factors affecting assimilation of ammonia and nitrate nitrogen particularly in tomato and apple. *Plant Physiol.* 9:31.
41. Travis, R.L., W.R. Jordan, and R.C. Huffaker. 1970. Light and nitrate requirements for induction of nitrate reductase activity in *Hordeum vulgare*. *Physiol. Plant* 23:678.
42. Travis, R.L., and J.L. Key. 1971. Correlation between polyribosome level and the ability to induce nitrate reductase in dark-grown corn seedlings. *Plant Physiol.* 48:617.
43. Verhoeven, W. 1956. Some remarks on nitrate and nitrite metabolism in microorganisms. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
44. Virtanen, A.I., J. Erkama, and H. Linkola. 1947. On the relation between nitrogen fixation and leghaemoglobin content of leguminous root nodules. II. *Acta Chem. Scand* 1:861.
45. Virtanen, A.I., and J.K. Miettinen. 1963. Biological nitrogen fixation. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
46. Walker, J.B. 1952. Arginosuccinic acid from *Chlorella pyrenoidosa*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:561.
47. Wallace, W. 1973. The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in the maize seedling. *Plant Physiol.* 52:191.
48. White, P.R. 1937. Amino acids in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12:793.

49. Wilson, P.W. 1940. *The Biochemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation*. Madison: University of Wisconsin Press.
50. Wilson, P.W. 1958. Asymbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:9. Berlin: Springer.
51. Wilson, P.W., and C.J. Lind. 1943. Carbon monoxide inhibition of *Azotobacter* in microrespiration experiments. *J. Bacter* 45:219.
52. Wilson, P.W., and W.W. Umbreit. 1937. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. III. Hydrogen as a specific inhibitor. *Arch Mikrobiol* 8:440.
53. Wilson, P.W., W.W. Umbreit, and S.B. Lee. 1938. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. IV. Specific inhibition by hydrogen. *Biochem. J.* 32:2084.
54. Winter, H.C., and R.H. Burns. 1976. Nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 45:409.
55. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1936. Chromosome numbers in nodules and roots of red clover, common vetch and garden peas. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 24:87.
56. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1940. Somatic doubling of chromosomes and nodular infection in certain *Leguminosae*. *Am. J. Bot* 27:821.
- teins in germinating grain. *New Phytol* 57:106.
6. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem. (Tokyo)* 45:57.
7. Hendry, L.B., and F.H. Witham. 1979. Stereochemical recognition in nucleic acid—amino acid interactions and its implications in biological coding: a model approach. *Perspect. Biol. Med.* 22:333.
8. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA—small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
9. Oaks, A., and H. Beevers. 1964. The requirement for organic nitrogen in *Zea mays* embryos. *Plant Physiol.* 39:37.
10. Schweet, R.S., F.C. Bovard, E. Allen, and F. Glassman. 1958. The incorporation of amino acids into ribonucleic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:173.
11. Synenki, R.M., C.S. Levings, III, and D.M. Shah. 1978. Physicochemical characterization of mitochondrial DNA from soybean. *Plant Physiol.* 61:460.
12. Watson, J.D., and F.H.C. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171:737.
13. Wilson, D.G., K.W. King, and R.H. Burns. 1954. Transamination in plants. *J. Biol. Chem.* 208:863.

Chapter 9

1. Anfinsen, C.B. 1959. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
2. Berg, P., and E.J. Ofengand. 1958. An enzymatic mechanism for linking amino acids to RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:78.
3. Danielson, C.E. 1951. The breakdown of high molecular reserve proteins of peas during germination. *Acta Chem. Scand* 5:551.
4. Folkes, B.F. 1959. The position of amino acids in the assimilation of nitrogen and the synthesis of proteins in plants. *S.E.B. Symposia* 13:126.
5. Folkes, B.F., and E.W. Yemm. 1958. The respiration of barley plants. X. Respiration and the metabolism of amino acids and pro-

Chapter 10

1. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
2. Hellerman, L., and C.C. Stock. 1938. Activation of enzymes. *J. Biol. Chem.* 125:771.
3. McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
4. Sumner, J.B. 1926. The isolation and crys-

tallization of the enzyme urease. *J. Biol. Chem.* 69:435.

Chapter 11

1. Akazawa, T., T. Minamikawa, and T. Murata. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. *Plant Physiol.* 39:371.
2. Barker, F., H. Nasr, F. Morrice, and J. Bruce. 1950. Bacterial breakdown of structural starches in the digestive tract of ruminant and non-ruminant mammals. *J. Path.* 62:617.
3. Baum, H., and G.A. Gilbert. 1953. A simple method for the preparation of crystalline potato phosphorylase and Q-enzyme. *Nature* 17:983.
4. Bernfeld, P. 1951. Enzymes of starch degradation and synthesis. *Adv. Enzymol.* 12:379.
5. Bourne, E.J., and H. Weigel. 1954. ^{14}C -cellulose from *Acetobacter acetigenum*. *Chem. Ind.* (30 January):132.
6. Brimacombe, J.S., and M. Stacey. 1962. Cellulose, starch, and glycogen. In M. Florkin and H.S. Mason, eds., *Comparative Biochemistry*. New York: Academic Press.
7. Brummond, D.O., and A.P. Gibbons. 1964. The enzymatic synthesis of cellulose by the higher plant. *Biochem. Biophys. Res. Com.* 17:156.
8. Caputto, R., L.F. Leloir, C.E. Cardini, and A.C. Paladini. 1950. Isolation of the coenzyme of the galactose phosphate-glucose phosphate transformation. *J. Biol. Chem.* 184:333.
9. Doesburg, J.J. 1973. The pectic substances. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
10. Edelman, J., and M.A. Hall. 1964. Effect of growth hormones on the development of invertase associated with cell walls. *Nature* 201:296.
11. Edelman, J., and T.G. Jefford. 1964. The metabolism of fructose-polymers in plants. *Biochem. J.* 93:148.
12. French, D. 1954. The raffinose family of oligosaccharides. *Adv. Carbohydrate Chem.* 9:149.
13. Gibbs, M. 1959. Metabolism of carbon compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:329.
14. Glaser, L. 1958. The synthesis of cellulose in cell-free extracts of *Acetobacter xylinum*. *J. Biol. Chem.* 232:627.
15. Gottschalk, A., 1958. The enzymes controlling hydrolytic phosphorolytic and transfer reactions of the oligosaccharides. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:87. Berlin-Springer.
16. Hanes, C.S. 1940. The reversible formation of starch from glucose-1-phosphate catalyzed by potato phosphorylase. *Proc. Roy. Soc. (London)* B129:174.
17. Hobson, P.N., W.J. Whelan, and S. Peat. 1951. The enzymatic synthesis and degradation of starch. XIV. R-enzyme. *J. Chem. Soc.* 1451.
18. Kaufman, P.B., N. Ghosheh, and H. Ikuma. 1968. Promotion of growth and invertase activity by gibberellic acid in developing *Avena* internodes. *Plant Physiol.* 43:29.
19. Manner, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
20. Maruo, B., and T. Kobayashi. 1951. Enzymic scission of the branch links in amylopectin. *Nature* 167:606.
21. Mendicino, J. 1960. Sucrose phosphate synthesis in wheat germ and green leaves. *J. Biol. Chem.* 235:3347.
22. Miller, L.P. 1973. Mono- and oligosaccharides. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
23. Murata, T., T. Minamikawa, T. Akazawa, and T. Sugiyama. 1964. Isolation of adenosine diphosphate glucose from ripening rice grains and its enzymic synthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 106:371.
24. Murata, T., T. Sugiyama, and T. Akazawa. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. II. Adenosine diphosphate glucose pathway. *Arch. Biochem. Biophys.* 107:92.
25. Palmer, J.M. 1966. The influence of growth

- regulating substances on the development of enhanced metabolic rates in thin slices of beetroot storage tissue. *Plant Physiol.* 41:1173.
26. Peat, S., W.J. Whelan, and W.R. Rees. 1953. D-Enzyme: a disproportionating enzyme in potato juice. *Nature* 172:158.
 27. Ranson, S.L., and M. Thomas. 1963. Enzyme action in plant metabolism. In W.B. Turill, ed., *Vistas in Botany*. New York: Macmillan.
 28. Rorem, E.S., H.G. Walker, and R.M. McCready. 1960. Biosynthesis of sucrose and sucrose-phosphate in sugar beet leaf extract. *Plant Physiol.* 35:269.
 29. Scherpenberg, H. van, W. Grobner, and O. Kandler. 1965. *Beitr. Biochem. Physiol. Naturstoffen Festschr.* 387, 406.
 30. Schramm, M., Z. Gromet, and S. Hestrin. 1957. Role of hexose phosphate in synthesis of cellulose by *Acetobacter xylinum*. *Nature* 179:28.
 31. Sellmair, J. and O. Kandler. 1970. *Z. Pflanzenphysiol.* 63:65
 32. Teng, J. and R.L. Whistler. 1973. Cellulose and chitin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 33. Timell, T.E. 1965. Wood and bark polysaccharides. In W.A. Coté, Jr., ed., *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*. Syracuse, N.Y.: Syracuse University Press.
 34. Walker, D.A., and W.J. Whelan. 1959. Synthesis of amylose by potato D-enzyme. *Nature* 183:46.
 35. Webb, K.L., and J.W.A. Burley. 1964. Stachyose translocation in plants. *Plant Physiol.* 39:973.
 36. Whelan, W.J. 1958. Starch and similar polysaccharides. In W. Rühland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:154. Berlin: Springer.
 37. Wolfrom, M.L., and A. Thompson. 1956. Occurrence of the (1 → 3)-linkage in starches. *J. Am. Chem. Soc.* 78:4116.
 38. Worth, H.G.J. 1967. The chemistry and biochemistry of pectic substances. *Chem. Rev.* 67:465.
 39. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
 40. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.

Chapter 12

1. Akoyunoglou, G.A., and H.W. Siegelman. 1968. Protochlorophyllide resynthesis in dark-grown bean seedlings. *Plant Physiol.* 43:66.
2. Allen, M.B. 1966. Distribution of the chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
3. Bamji, M.S., and N.I. Krinsky. 1965. Carotenoid de-epoxidation in algae. II. Enzymatic conversion of antheraxanthin to zeaxanthin. *J. Biol. Chem.* 240:467.
4. Bartels, P.G., K. Matsuda, A. Siegel, and T.E. Weier. 1967. Chloroplast ribosome formation: inhibition by 3-amino-1,2,4-triazole. *Plant Physiol.* 42:736.
5. Bergeron, J. 1959. The bacterial chromatophore. In *The Photochemical Apparatus—its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol 11:118.
6. Blackman, F. 1905. Optima and limiting factors. *Ann. Bot.* 19:281.
7. Boardman, N.K. 1966. Protochlorophyll. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
8. Bogorad, L. 1965. Studies of phycobiliproteins. In D.W. Krogmann and W.H. Powers, eds., *Biochemical Dimensions of Photosynthesis*. Detroit, Mich.: Wayne State University Press.
9. Bogorad, L. 1966. The biosynthesis of chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
10. Bogorad, L. 1967. Chloroplast structure and

- development. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
11. Bogorad, L., F.V. Mercer, and R. Mullens. 1963. Photosynthetic mechanisms of green plants. *Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council Publ.* 1145:560.
 12. Calvin, M. 1955. Function of carotenoids in photosynthesis. *Nature* 176:1211.
 13. Calvin, M. 1959. From microstructure of macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:160.
 14. Devlin, R.M., and A.V. Barker. 1971. *Photosynthesis*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 15. Duysens, L. 1956. Energy transformations in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:25.
 16. Gantt, E., and S.F. Conti. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 26:365.
 17. Gantt, E., and S.F. Conti. 1966. Granules associated with the chloroplast lamellae of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 29:423.
 18. Gantt, E., and S.F. Conti. 1967. Phycobilli-protein localization in algae. In *Energy conversion by the photosynthetic apparatus*. Brookhaven Symp. Biol. 19:393.
 19. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Control of chlorophyll production in rapidly greening bean leaves. *Plant Physiol.* 42:774.
 20. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Studies in the regeneration of protochlorophyllide after brief illumination of etiolated bean leaves. *Plant Physiol.* 42:781.
 21. Gibson, K.D., W.G. Laver, and A. Neuberger. 1958. Initial stages in the biosynthesis of porphyrins. 2. The formation of δ -aminolevulinic acid from glycine and succinyl-coenzyme A by particles from chicken erythrocytes. *Biochem. J.* 70:71.
 22. Giraud, G. 1966. In J.B. Thomas and J.C. Goedheer, eds., *Currents in Photosynthesis*. Rotterdam: Ad. Donker.
 23. Glass, B. 1961. Summary. In W. McElroy and B. Glass, eds., *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
 24. Goodwin, T. 1960. Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 5; Part 1, 394. Berlin: Springer.
 25. Granick, S. 1954. Enzymatic conversion of δ -aminolevulinic acid to porphobilinogen. *Science* 120:1105.
 26. Granick, S. 1961. Magnesium protoporphyrin monoester and protoporphyrin monomethyl ester in chlorophyll biosynthesis. *J. Biol. Chem.* 236:1168.
 27. Granick, S. 1961. The pigments of the biosynthetic chain of chlorophyll and their interaction with light. *Proc. 6th Int. Biochem. Congr. Biochem. Moscow* 6:176.
 28. Hadziyev, D., S.L. Mehta, and S. Zalik. 1968. Studies on the ribonucleic acid from wheat leaves and chloroplasts. *Plant Physiol.* 43:229.
 29. Haxo, F., and L. Blinks. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33:389.
 30. Jacobson, A.B., H. Swift, and L. Bogorad. 1963. Cytochemical studies concerning the occurrence and distribution of RNA in plastids of *Zea mays*. *J. Cell Biol.* 17:557.
 31. Kikuchi, G., A. Kumar, P. Talmadge, and D. Shemin. 1958. The enzymatic synthesis of δ -aminolevulinic acid. *J. Biol. Chem.* 233:1214.
 32. Kirk, J.T.O., R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. New York: Elsevier North-Holland.
 33. Klein, S., and L. Bogorad. 1964. Fine structural changes in proplastids during photo-destruction of pigments. *J. Cell Biol.* 22:443.
 34. Koski, V.M., and J.H.C. Smith. 1951. Chlorophyll formation in a mutant white seedling-3. *Arch. Biochem. Biophys.* 34:189.
 35. Krinsky, N.I. 1966. The role of carotenoid pigments as protective agents against photosensitized oxidation in chloroplasts. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*, vol. 1. New York: Academic Press.
 36. Krinsky, N.I. 1968. The protective function

- of carotenoid pigments. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology*. vol. 3. New York: Academic Press.
37. Lemberg, R. 1928. Die Chromoproteide der Rotalgen. I. Justus Liebigs. *Ann. Chem.* 461:46.
38. Loomis, W. 1960 Historical Introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5; Part 1, 85 Berlin: Springer
39. Lundegårdh, H. 1966. Action spectra and the role of carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plant* 19:754.
40. Lyttleton, J.W. 1962 Isolation of ribosomes from spinach chloroplasts. *Exp. Cell Res.* 26:312.
41. Mackunney, G. 1935. Leaf carotenes. *J. Biol. Chem.* 111:75.
42. Mathis, P., and K. Sauer. 1973 Chlorophyll formation in greening bean leaves during the early stages. *Plant Physiol.* 51:115.
43. Mudrack, K. 1956. Über Grössen und Strukturänderungen der Chloroplasten in Rohrzucker und Elektrolytlösungen. *Protoplasma (Wien)* 47:461.
44. O'hEocha, C. 1962. Phycobilins. In R. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.
45. Parenti, F., and M.M. Margulies. 1967. In vitro protein synthesis by plastids of *Phaseolus vulgaris*. I. Localization of activity in the chloroplasts of a chloroplast containing fraction from developing leaves. *Plant Physiol.* 42:1179.
46. Park, R.B. 1965. The chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
47. Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:113.
48. Rebeiz, C.A., S. Larson, T.E. Weier, and P.A. Castelfranco. 1973. Chloroplast maintenance and partial differentiation *in vitro*. *Plant Physiol.* 51:651.
49. Ridley, S.M., and R.M. Leech. 1970. Division of chloroplasts in an artificial environment. *Nature* 227:463.
50. Sager, R. 1959. The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:101.
51. Schiff, J.A., and H.T. Epstein. 1965. The continuity of the chloroplast in *Euglena*. In M. Locke, ed., *Reproduction: Molecular, Subcellular, and Cellular*. New York: Academic Press.
52. Seely, G.R. 1966. Photochemistry of chlorophylls *in vitro*. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
53. Shlyk, A.A., V.L. Kaler, L.I. Vlasenok, and V.I. Gaponenko. 1963. The final stages of biosynthesis of chlorophylls a and b in the green leaf. *Photochem. Photobiol.* 2:129.
54. Sistrom, W.R., M. Griffiths, and R.Y. Stanier. 1956. The biology of a photosynthetic bacterium which lacks carotenoids. *J. Cell. Comp. Physiol.* 48:473.
55. Strain, H.H., and W.A. Svec. 1966. Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
56. Sudyina, E.G. 1963. Chlorophyllase reaction in the last stage of biosynthesis of chlorophyll. *Photochem. Photobiol.* 2:181.
57. Sundqvist, C. 1973. The relationship between chlorophyllide accumulation, the amount of protochlorophyllide-636 and protochlorophyllide-650 in dark grown wheat leaves treated with δ -aminolevulinic acid. *Physiol. Plant.* 28:464.
58. von Wettstein, D. 1959. The formation of plastids structures. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:138.
59. von Wettstein, D. 1967. Chloroplast structure and genetics. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun—Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
60. Weir, T., and C. Stocking. 1952. The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. *Bot. Rev.* 18:14.
61. Wolken, J. 1961. *Euglena*. An Experimental Organism for Biochemical and Biophysical Stud-

- ies. New Brunswick, N.J.: Rutgers University Press.
62. Zeldin, M.H., and J.A. Schiff. 1967. RNA metabolism during light-induced chloroplast development in euglena. *Plant Physiol.* 42:922.
63. Zacheile, F., and C. Comar. 1951. Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Bot. Gaz.* 102:463.
64. Zacheile, F., J. White, B. Beadle, and J. Roach. 1942. The preparation and absorption spectra of five pure carotenoid pigments. *Plant Physiol.* 17:331.
65. Zacheile, F., and J. Roach. 1942. Distribution of plastoquinones in higher plants. *Plant Physiol.* 42:1255.
9. Butler, W.L. 1966. Spectral characteristics of chlorophyll in green plants. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
10. Clayton, R.K. 1966. Physical processes involving chlorophylls in vivo. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
11. de Saussure, N.T. 1804. *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris: V. Nyon.
12. Einstein, A. 1905. Über einen die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes betreffenden heuristischen Gesichtspunkt. *Ann. Physik* 17:132.
13. Emerson, R. 1958. The Quantum Yield of Photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 9:1.
14. French, C.S. 1960. The chlorophylls in vivo and in vitro. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:252. Berlin: Springer.
15. Govindjee, R.G., and E. Rabinowitch. 1960. Two forms of chlorophyll a in vivo with two distinct photochemical functions. *Science* 132:355.
16. Hill, R. 1937. Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature* 139:881.
17. Homann, P.H. 1967. Studies on the manganese of the chloroplast. *Plant Physiol.* 42:997.
18. Horio, T., and A. San Pietro. 1964. Action spectrum for ferricyanide photoreduction and redox potential for chlorophyll 683. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 51:1226.
19. Jagendorf, A.T. 1975. Mechanism of photophosphorylation. In R.G. Govindjee, ed., *Bioenergetics of Photosynthesis*. New York: Academic Press.
20. Kok, B. 1961. Partial purification and determination of oxidation reduction potential of the photosynthetic chlorophyll complex absorbing at 700 mμ. *Biochim. Biophys. Acta* 48:527.
21. Kok, B. 1967. Photosynthesis—physical aspects. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.

Chapter 13

22. Loomis, W. 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:85. Berlin: Springer.
23. Mitchell, P. 1961. Coupling of phosphorylation and hydrogen transfer by chemiosmotic type of mechanism. *Nature* (London) 191:144.
24. Mitchell, P. 1978. Protonmotive chemiosmotic mechanism in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends Biochem. Sci.* 3:N58.
25. Myers, J., and C.S. French. 1960. Relationship between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. *Plant Physiol.* 35:963.
26. San Pietro, A. 1967. Electron transport in chloroplasts. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
27. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
28. Shin, M., and D.I. Arnon. 1965. Enzymic mechanisms of pyridine nucleotide reduction in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 240:1405.
29. Shin, M., K. Tagawa, and D.I. Arnon. 1963. Crystallization of ferredoxin-TPN reductase and its role in the photosynthetic apparatus of chloroplasts. *Biochem. Z.* 338:84.
30. Szent-Gyorgyi, A. 1941. The study of energy levels in biochemistry. *Nature* 148:157.
31. Tagawa, K., and D.I. Arnon. 1962. Ferredoxin as electron carrier in photosynthesis and in the biological production and consumption of hydrogen gas. *Nature* 195:537.
32. Van Niel, C.B. 1941. The bacterial photosyntheses and their importance for the general problem of photosynthesis. *Adv. Enzymol.* 1:263.
33. Van Niel, C.B. 1962. The present status of the comparative study of photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:1.
34. Vernon, L.P. 1967. The photosynthetic apparatus in bacteria. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the*

Sun: Photosynthesis in Plant Life. New York: Academic Press.

Chapter 14

1. Baeyer, A. 1870. Über die Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gährung. *Ber. Dtsch. Chem. Ges.* 3:63.
2. Barker, H. 1935. Photosynthesis in diatoms. *Arch. Mikrobiol.* 6:141.
3. Bassham, J., A. Benson, L. Kay, A. Harris, A. Wilson, and M. Calvin. 1954. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of carbon dioxide acceptor. *J. Am. Chem. Soc.* 76:1760.
4. Bassham, J., and M. Calvin. 1957. *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
5. Billings, W., and R. Morris. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *Am. J. Bot.* 38:327.
6. Bormann, F. 1956. Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedling during ontogeny. *Ecology* 37:70.
7. Bowes, G., and W.L. Ogren. 1972. Oxygen inhibition and other properties of soybean ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *J. Biol. Chem.* 247:2171.
8. Bowes, G., W.L. Ogren, and R.H. Hageman. 1975. pH dependence of the K_m (CO_2) of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* 56:630.
9. Brown, H., and F. Escombe. 1902. The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. *Proc. Roy. Soc.* 708:397.
10. Calvin, M. 1956. The photosynthetic carbon cycle. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1895.
11. Calvin, M. 1959. From microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The photochemical apparatus—its structure and function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:160.

12. Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476.
13. Clayton, R.K. 1965. *Molecular Physics in Photosynthesis*. New York: Blaisdell Publishing.
14. Commoner, B. 1961. Electron spin resonance studies of photosynthetic systems. In W.D. McElroy and B. Glass, eds. *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
15. Gaffron, R. 1960. Energy storage. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
16. Gibbs, M., and O., Kandler. 1957. Asymmetric distribution of ^{14}C in sugars formed during photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 43:446.
17. Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 101:103.
18. Hatch, M.D., C.R. Slack, and H.S. Johnson. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102:417.
19. Heinicke, A., and N. Childers. 1937. The daily rate of photosynthesis during the growing season of 1935, of a young apple tree of bearing age. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 201:3.
20. Hill, R., and C. Whittingham. 1953. The induction phase of photosynthesis in *Chlorella* determined by a spectroscopic method. *New Phytol.* 52:133.
21. Kandler, O., and M. Gibbs. 1956. A symmetric distribution of C^{14} in the glucose phosphates formed during photosynthesis. *Plant Physiol.* 31:411.
22. Kandler, O., and F. Schötz. 1956. Untersuchungen über die photooxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechselhemmung bei *Chlorella* Mutanten und panaschierten Oenotheren. *Z. Naturforsch.* 11b:708.
23. Kortschak, H.P., C.E. Hartt, and G.O. Burr. 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.* 40:209.
24. Kreuzler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussenden Momente. *Land. Jahrb.* 14:913.
25. Kreuzler, U. 1887. Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Athmung) der Pflanzen. II Mittheilung. Abhängigkeit von Entwicklungszustand-Einfluss der Temperatur. *Land Jahrb.* 16:711.
26. Laetsch, W.M. 1974. The C-4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol* 25:27.
27. Loustalot, A. 1945. Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agr. Research* 71:519.
28. McAlister, E., and J. Myers. 1940. The time course of photosynthesis and fluorescence observed simultaneously. *Smithsonian Inst. Msc. Collection* 99, No. 6.
29. Meyer, B., and D. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
30. Mitchell, J.W. 1936. Effect of atmospheric humidity on rate of carbon fixation of plants. *Bot. Gaz.* 98:87.
31. Noddack, W., and C. Kopp. 1940. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure durch die grünen Pflanzen. IV. Assimilation und Temperatur. *Z. Physik. Chem.* 187A:79.
32. Ochoa, S. 1946. Enzymatic mechanisms of carbon dioxide assimilation. In D. Green, ed., *Currents in Biochemical Research*. New York: Interscience Publishers.
33. Ochoa, S., A. Mehler, and A. Kornberg. 1948. Biosynthesis of dicarboxylic acids by carbon dioxide fixation. I. Isolation and properties of an enzyme from pigeon liver catalyzing the reversible oxidative decarboxylation of L-malic acid. *J. Biol. Chem.* 174:979.
34. Ochoa, S., and W. Vishniac. 1952. Carboxylation reactions and photosynthesis. *Science* 115:297.
35. Ogren, W.L., and G. Bowes. 1971. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. *Nature New Biol.* 230:159.

36. Paechatz, G. 1938. Zur Frage der Assimilation von Formaldehyd durch die grüne Pflanze. *Z. Bot.* 32:161.
37. Pantanelli, E. 1903. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 39:167.
38. Pokrowski, G. 1925. Über die Lichtabsorption von Blättern einiger Bäume. *Biochem. Z.* 165:420.
39. Rabinowitch, E. 1945. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. I. New York: Interscience Publishers.
40. Rabinowitch, E. 1951. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part 1. New York: Interscience Publishers.
41. Rabinowitch, E. 1956. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part 2. New York: Interscience Publishers.
42. Ruben, S., W. Hassid, and M. Kamen. 1939. Radioactive carbon in the study of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 61:661.
43. Ruben, S., and M. Kamen. 1940. Photosynthesis with radioactive carbon. IV. Molecular weight of the intermediate products and a tentative theory of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 62:3451.
44. Ruben, S., and M.D. Kamen. 1940. Radioactive carbon in the study of respiration in heterotrophic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S.* 26:418.
45. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. 1. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
46. Schneider, G., and N. Childers. 1941. Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16:565.
47. Seybold, A. 1932. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. II. *Planta* 18:479.
48. Slack, C.R., and M.D. Hatch. 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103:660.
49. Stainer, R. 1959. Formation and function of photosynthetic pigment system in purple bacteria. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:13.
50. Stiller, M. 1962. The path of carbon in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:151.
51. Talling, J. 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:133.
52. Thomas, M.D., and G.R. Hill. 1949. Photosynthesis under field conditions. In J. Franck and W.E. Loomis, eds., *Photosynthesis in Plants*. Ames: Iowa State College Press.
53. Ting, I., and W. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
54. Verduin, J., and W.E. Loomis. 1944. Absorption of carbon dioxide by maize. *Plant Physiol.* 19:278.
55. Vernon, L.P., and B. Ke. 1966. Photochemistry of chlorophyll in vivo. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
56. Warburg, O. 1958. Photosynthesis. *Science* 128:68.
57. Warburg, O., H. Klotzsch, and G. Krippl. 1957. Über das Verhalten einiger Aminosäuren in *Chlorella* bei Zusatz von markierter Kohlensäure. *Z. Naturf.* 126:481.
58. Wolken, J., and A. Mellon. 1957. Light and heat in the bleaching of chloroplasts in *Euglena*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:267.
59. Yocum, C.F., and A. San Pietro. 1969. Ferredoxin reducing substance from spinach. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 36:614.

Chapter 15

1. Beer, M. 1959. Fine structure of phloem of *Cucurbita* as revealed by the electron microscope. *Proc. Int. Bot. Congr., 9th Congr., Montreal, Canada* 2:26. Toronto: University of Toronto Press.

2. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P³², and C¹⁴. *Plant Physiol.* 32:608.
3. Biddulph, O., and R. Cory. 1965. Translocation of C¹⁴ metabolites in the phloem of the bean plant. *Plant Physiol.* 40:119.
4. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S³⁵ and P³² translocation in the phloem. *Am. J. Bot.* 43:143.
5. Bielecki, R.L. 1966. Sites of accumulation in excised phloem and vascular tissues. *Plant Physiol.* 41:455.
6. Booth, A., J. Moorby, C.R. Davies, H. Jones, and P.F. Wareing. 1962. Effect of indolyl-3-acetic acid on the movements of nutrients within the plant. *Nature* 194:204.
7. Bouch, G.B., and J. Cronshaw. 1965. The fine structure of differentiating sieve tube elements. *J. Cell. Biol.* 25:79.
8. Buchanan, J. 1953. The path of carbon in photosynthesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 44:140.
9. Burley, J. 1961. Carbohydrate translocation in raspberry and soybean. *Plant Physiol.* 36:820.
10. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
11. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
12. Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants*. San Francisco: Freeman.
13. Currier, H.B., and C.Y. Shih. 1968. Sieve tubes and callose in *Elaeagnus* leaves. *Am. J. Bot.* 55:145.
14. DeStigter, H.C.M. 1961. Translocation of C¹⁴ photosynthates in the graft muskmelon *Cucurbita ficifolia*. *Acta Bot. Neerlandica* 10:466.
15. Duloy, M., F.V. Mercer, and N. Rathgeber. 1961. Studies in translocation. II. Submicroscopic anatomy of the phloem. *Aust. J. Biol. Sci.* 14:506.
16. Esau, K. 1947. A study of some sieve-tube inclusions. *Am. J. Bot.* 34:224.
17. Esau, K. 1950. Development and structure of the phloem tissue. II. *Bot. Rev.* 16:67.
18. Esau, K. 1960. *Anatomy of Seed Plants*. New York: Wiley.
19. Esau, K. 1965. Parenchyma cells in the conducting system (the "pumps" and "sinks") *Plant Physiol.* 40:xcvii.
20. Evert, R.F., and L. Murmanis. 1965. Ultra structure of the secondary phloem of *Tilia americana*. *Am. J. Bot.* 52:95.
21. Gage, R., and S. Aronoff. 1960. Radioautography of tritiated photosynthate arising from HTO. *Plant Physiol.* 35:65.
22. Gauch, H.G., and W.M. Dugger, Jr. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
23. Geiger, D.R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. *Plant Physiol.* 41:1667.
24. Giaquinta, R.T., and D.R. Geiger. 1973. Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51:372.
25. Goren, R., and A.W. Galston. 1966. Control by phytochrome of C¹⁴-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings. *Plant Physiol.* 41:1055.
26. Goren, R., and A.W. Galston. 1967. Phytochrome controlled C¹⁴-sucrose uptake into etiolated pea buds; effects of gibberellic acid and other substances. *Plant Physiol.* 42:1087.
27. Hansen, P. 1967. C¹⁴-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20:382.
28. Harel, S., and L. Reinhold. 1966. The effect of 2,4-dinitrophenol on translocation in the phloem. *Physiol. Plant.* 19:634.
29. Hartt, C.E. 1965. The effect of temperature upon translocation of C¹⁴ in sugarcane. *Plant Physiol.* 40:74.
30. Hartt, C.E. 1966. Translocation in colored light. *Plant Physiol.* 41:369.
31. Hartt, C.E., H.P. Kortachak, A.J. Forbes, and G.O. Burr. 1963. Translocation of C¹⁴ in sugarcane. *Plant Physiol.* 38:305.
32. Hew, C.S., C.D. Nelson, and G. Krotkov.

1967. Hormonal control of translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in young soybean plants. *Am. J. Bot.* 54:252.
33. Hewitt, S.P., and O.F. Curtis. 1948. The effect of temperature on loss of dry matter and carbohydrate from leaves by respiration and translocation. *Am. J. Bot.* 35:746.
34. Holman, R., and W. Robbins. 1938. *Textbook of General Botany for Colleges and Universities*. New York: Wiley.
35. Joy, K.W. 1964. Translocation in sugar beet. I. Assimilation of $C^{14}O_2$ and distribution of materials from leaves. *J. Exp. Bot.* 15:485.
36. Kriedemann, P., and H. Beevers. 1967. Sugar uptake and translocation in the castor bean seedling. I. Characteristics of transfer in intact and excised seedlings. *Plant Physiol.* 42:161.
37. Kursanov, A.L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.
38. Kursanov, A.L., and M.I. Brovchenko. 1959. *Fiziol. Rastenii*. 8:270.
39. Kursanov, A.L., M.V. Turkina, and I.M. Dubinina. 1953. Die Anwendung der Isoprenmethode bei der Erforschung des Zuckertransportes in der Pflanze. *C.R. Acad. Sci. (USSR)* 68:1113.
40. McNair, R.B. 1972. Phloem translocation and heat-induced callose formation in field-grown *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiol.* 50:366.
41. McNair, R.B., and H.B. Currier. 1968. Translocation blockage by sieve plate callose. *Planta* 82:369.
42. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and the effects of ringing. *Ann. Bot.* 42:189.
43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Ann. Bot.* 42:571.
44. Mason, T.G., and E. Phillis. 1937. The migration of solutes. *Bot. Rev.* 3:47.
45. Mittler, T.E. 1953. Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. *Nature* 172:207.
46. Mittler, T.E. 1958. Studies of the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphidae.) II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *Plant Physiol.* 35:74.
47. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism. In *Proc. Int. Bot. Congr., 9th cong., Montreal, Canada* 2:996. Toronto: University of Toronto Press.
48. Münch, E. 1930. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
49. Nelson, C.D. 1963. Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. In L.T. Evans, *Environmental Control of Plant Growth*. New York: Academic Press.
50. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1957. Uptake and translocation of C^{14} labeled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Can. J. Bot.* 35:339.
51. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1959. Translocation of C^{14} -labeled amino acids and amides in the stems of young soybean plants. *Can. J. Bot.* 37:431.
52. Peel, A.J. 1967. Demonstration of solute movement from the extracambial tissues into the xylem stream in willow. *J. Exp. Bot.* 18:600.
53. Pristupa, N.A., and A.L. Kursanov. 1957. Descending flow of assimilates and its relation to the absorbing activity of roots. *Plant Physiol. (USSR), Fiziol. Rast.* 4:395.
54. Roeckl, B. 1949. Nachweis eines Konzentrationshubs zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. *Planta* 36:530.
55. Seth, A.K., and P.F. Wareing. 1967. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. *J. Exp. Bot.* 18:65.
56. Shih, C.Y., and H.B. Currier. 1969. Fine structure of phloem cells in relation to

- translocation in the cotton seedling. *Am. J. Bot.* 56:464.
57. Shindy, W.W., W.M. Kiewer, and R.J. Weaver. 1973. Benzyladenine-induced movement of ^{14}C -labeled photosynthate into roots of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 51:345.
 58. Shiroya, M., C.D. Nelson, and G. Krotkov. 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages of development following assimilation of C^{14}O_2 by a single leaf. *Can. J. Bot.* 39:855.
 59. Slij, J.W., and C.A. Swanson. 1973. Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash. *Plant Physiol.* 51:368.
 60. Swanson, C.A. 1959. Translocation of organic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 61. Swanson, C.A., and R.H. Böhning. 1951. The effect of petiole temperature on the translocation of carbohydrates from bean leaves. *Plant Physiol.* 26:557.
 62. Swanson, C.A., and E.D.H. El-Shishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. *Plant Physiol.* 33:33.
 63. Swanson, C.A., and D.R. Geiger. 1967. Time course of low temperature inhibition of sucrose translocation in sugar beets. *Plant Physiol.* 42:751.
 64. Ullrich, W. 1961. Zur Sauerstoffabhängigkeit des Transportes in den Siebröhren. *Planta* 57:402.
 65. Vernon, L.P., and S. Aronoff. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 36:383.
 66. Weatherley, P.E., A.J. Peel, and G.P. Hill. 1959. The physiology of the sieve tube. Preliminary experiments using aphid mouth parts. *J. Exp. Bot.* 10:1.
 67. Webb, J.A., and P.R. Gorham. 1964. Translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in straight-necked squash. *Plant Physiol.* 39:663.
 68. Willenbrink, J. 1957. Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. *Planta* 48:269.
 69. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
 70. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.
 71. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in the phloem of trees. In K.V. Thimann, ed., *The Physiology of Forest Trees*. New York: Ronald Press.
 72. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in trees. III. The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 33:213.
 73. Zimmermann, M.H. 1960. Transport in the phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:167.

Chapter 16

1. Audus, L.J. 1936. Mechanical stimulation and respiration rate in cherry laurel. *New Phytol.* 34:557.
2. Audus, L.J. 1939. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. II. Investigation on a number of angiospermic species. *New Phytol.* 38:284.
3. Audus, L.J. 1940. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. III. The effect of stimulation on the rate of fermentation. *New Phytol.* 39:65.
4. Audus, L.J. 1941. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. Parts IV and V. *New Phytol.* 40:86.
5. Bendall, D.S., and W.D. Bonner, Jr. 1971. Cyanide-insensitive respiration in plant mitochondria. *Plant Physiol.* 47:236.
6. Breidenbach, R.W., A. Kahn, and H. Beevers. 1968. Characterization of glyoxysomes from castor bean endosperm. *Plant Physiol.* 43:705.
7. Fernandes, D.S. 1923. Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 20:107.
8. Frenkel, C. 1972. Involvement of perox-

- idase and indole-3-acetic acid oxidase isoenzymes from pear, tomato and blueberry fruit in ripening. *Plant Physiol.* 49:757.
9. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1972. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
 10. Gunsalus, I.C. 1954. Group transfer and acyl-generating functions of lipoic acid derivatives. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
 11. Heath, O.V.S. 1950. Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. *J. Exp. Bot.* 1:29.
 12. Henry, M.F., and E.J. Nyns. 1975. Cyanide-insensitive respiration. An alternative mitochondrial pathway. *Sub-Cell Biochem.* 4:1.
 13. Hopkins, E.F. 1927. Variation in sugar content in potato tubers caused by wounding and its possible relation to respiration. *Bot. Gaz.* 84:75.
 14. James, W.O. 1953. *Plant Respiration*. Oxford: Clarendon Press.
 15. Kidd, F. 1915. The controlling influence of carbon dioxide. III. The retarding effect of carbon dioxide on respiration. *Proc. Roy. Soc. (London)* B89:136.
 16. Kornberg, H.L., and H.A. Krebs. 1957. Synthesis of cell constituents from C_2 -units by a modified tricarboxylic acid cycle. *Nature* 179:988.
 17. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
 18. Mitchell, P. 1966. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Biol. Rev.* 41:445.
 19. Rich, P.R., and A.L. Moore. 1976. The involvement of the ubiquinone cycle in the respiratory chain of higher plants and its relation to the branchpoint of the alternative pathway. *FEBS Lett.* 65:339.
 20. Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279.
 21. Stiles, W. 1960. The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide, and oxygen tensions). In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 12:114. Berlin: Springer.
 22. Stiles, W., and W. Leach. 1960. *Respiration in Plants*. New York: Wiley.
 23. Taylor, D.L. 1942. Influence of oxygen tension on respiration, fermentation, and growth in wheat and rice. *Am. J. Bot.* 29:721.
 24. Yemm, E.W. 1935. The respiration of barley plants. II. Carbohydrate concentration and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B117:504.
 25. Yemm, E.W. 1937. The respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B123:243.

Chapter 17

1. Audus, L.J. 1959 *Plant Growth Substances*. New York: Interscience Publishers.
2. Bayliss, W.M., and E.H. Starling. 1902. The mechanism of pancreatic secretion. *J. Physiol.* 28:325.
3. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
4. Beyer, A. 1928. Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Z. Bot.* 20:321.
5. Bonner, D.M., A.J. Haagen-Smit, and F.W. Went. 1939. Leaf growth hormones. I: A bioassay and source for leaf growth factors. *Bot. Gaz.* 101:128.
6. Bonner, J. 1932. The production of growth substances by *Rhizopus suinus*. *Biol. Zbl.* 52:565.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
8. Boysen-Jensen, P. 1910. Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena-keimpflanzen. *Ber. D. Bot. Ges.* 28:118.

9. Briggs, W.R., G. Morel, T.A. Steeves, I.M. Sussex, and R.H. Wetmore. 1955. Enzymatic auxin inactivation by extracts of the fern, *Osmunda cinnamomea* L. *Plant Physiol.* 30:143.
10. Burkholder, P.A., and E.S. Johnston. 1937. Inactivation of plant growth substance by light. *Smithsonian Inst. Misc. Collections* 95:20.
11. Darwin, C. 1881. *The Power of Movement in Plants*. New York: D. Appleton.
12. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
13. Dolk, H.E. 1930. Geotropie en groeistof. Dissertation, Utrecht; English transl. by F. Dolk-Hoek and K.V. Thimann, 1936. *Rec Trav. Bot. Néerl.* 33:509.
14. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergk. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
15. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
16. Funke, H., and H. Söding. 1948. Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. *Planta* 36:341.
17. Galston, A.W., J. Bonner, and R.S. Baker. 1953. Flavoprotein and peroxidase as components of the indoleacetic acid oxidase system of peas. *Arch. Biochem. Biophys.* 49:456.
18. Galston, A.W., and L.Y. Dalberg. 1954. The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. *Am. J. Bot.* 41:373.
19. Galston, A.W., and W.S. Hillman. 1961. The degradation of auxin. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:647. Berlin: Springer.
20. Goldsmith, M.H. 1966. Movement of indoleacetic acid in coleoptiles of *Avena sativa* L. II. Suspension of polarity by total inhibition of the basipetal transport. *Plant Physiol.* 41:15.
21. Goldsmith, M.H.M. 1967. Movement of pulses of labeled auxin in corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 42:258.
22. Gordon, S.A. 1956. The biogenesis of natural auxins. In R.L. Wain and F. Wightman, eds. *The Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
23. Gordon, S.A., and F.S. Nieva. 1949. The biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I and II. *Arch. Biochem. Biophys.* 20:356.
24. Gregory, F.G., and C.R. Hancock. 1955. The rate of transport of natural auxin in woody shoots. *Ann. Bot. N.S.* 19:451.
25. Gustafson, F.G. 1941. Extraction of growth hormones from plants. *Am. J. Bot.* 28:947.
26. Haagen-Smit, A.J., W.B. Dandliker, S.H. Wittmer, and A.E. Murneek. 1946. Isolation of Indoleacetic acid from Immature Corn Kernels. *Am. J. Bot.* 33:118.
27. Haagen-Smit, A.J., and F.W. Went. 1935. A physiological analysis of the growth substance. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 38:852.
28. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
29. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena* coleoptiles in different CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
30. Irvine, V.C. 1938. Studies in growth-promoting substances as related to x-radiation and photoperiodism. *Univ. Colo. Studies* 26:69.
31. Jacobs, W.P. 1961. The polar movement of auxin in the shoots of higher plants: its occurrence and physiological significance. In *Plant Growth Regulation*. Intern. Conf. Plant Growth Reg. 4th. Ames: Iowa State University Press.
32. Kögl, F., H. Erbeben, and A. Haagen-Smit. 1934. Über die Isolierung der Auxine "a" und "b" aus pflanzlichen Materialien. IX. Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 225:215.
33. Kögl, F., and A. Haagen-Smit. 1931. Über die Chemie des Wuchsstoffs. *Proc. Kon.*

- Akad. Nederl. Wetensch.* (Amsterdam) 34:1411.
34. Kögl, F., A. Haagen-Smit, and H. Erdelen. 1934. Über ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Ham. XI Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 228:90.
 35. Kögl, F., and D.G.F.R. Kostermans. 1934. Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen. XIII. *Z. Physiol. Chem.* 228:113.
 36. Lantican, B.P., and R.M. Muir. 1967. Isolation and properties of the enzyme system forming indoleacetic acid. *Plant Physiol.* 42:1158.
 37. Leopold, A.C. 1955. *Auxins and Plant Growth*. Los Angeles: University of California Press.
 38. Leopold, A.C., and O.F. Hall. 1966. Mathematical model of polar auxin transport. *Plant Physiol.* 41:1476.
 39. Loo, S. 1945. Cultivation of excised stem tips of asparagus *in vitro*. *Am. J. Bot.* 32:13.
 40. Lund, E.J. 1947. *Bioelectric Fields and Growth*. Austin: University of Texas Press.
 41. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
 42. Moore, T.C., and C.A. Shaner. 1967. Biosynthesis of indoleacetic acid from tryptophan- C^{14} in cell-free extracts of pea shoot tips. *Plant Physiol.* 42:1787.
 43. Niedergang-Kamien, E., and A.C. Leopold. 1957. Inhibitors of polar auxin transport. *Physiol. Plant.* 10:29.
 44. Paál, A. 1919. Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. Wiss. Bot.* 58:406.
 45. Phelps, R.H., and L. Sequeira. 1967. Synthesis of indoleacetic acid via tryptamine by a cell-free system from tobacco terminal buds. *Plant Physiol.* 42:1161.
 46. Pilet, P.E. 1965. Action of gibberellic acid on auxin transport. *Nature* 208:1344.
 47. Pilet, P.E. 1965. Polar transport of radioactivity from C^{14} -labelled- β -indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris*. *Physiol. Plant.* 18:687.
 48. Popp, H.W., and H.R.C. McIlvaine. 1937. Growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. *J. Agr. Res.* 55:931.
 49. Rajagopal, R. 1967. Metabolism of indole-3-acetaldehyde. I. Distribution of indoleacetic acid and tryptophol forming activities in plants. *Physiol. Plant.* 20:982.
 50. Sachs, J. 1882. Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 3:452.
 51. Schrank, A.R. 1951. Electrical polarity and auxins. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
 52. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
 53. Sherwin, J.E. 1970. A tryptophan decarboxylase from cucumber seedlings. *Plant and Cell Physiol.* 11:865.
 54. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
 55. Skoog, F. 1934. The effect of x-rays on growth substance and plant growth. *Science* 79:256.
 56. Skoog, F. 1935. Effect of x-irradiation on auxin and plant growth. *J. Cell Comp. Physiol.* 7:227.
 57. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1940. Enzymatic liberation of auxin from plant tissues. *Science* 92:64.
 58. Tang, Y.W., and J. Bonner. 1947. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:11.
 59. Thimann, K.V. 1934. Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. Gen. Physiol.* 18:23.
 60. Thimann, K.V. 1935. In the plant growth hormone produced by *Rhizopus solinus*. *J. Biol. Chem.* 109:279.
 61. Thimann, K.V., and F. Skoog. 1934. Inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. *Proc. Roy. Soc. (London)* B114:317.
 62. Truelsen, T.A. 1973. Indole-3-pyruvic acid as an intermediate in the conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid. II. Distribution of tryptophan transaminase activity in plants. *Physiol. Plant.* 28:67.

63. Tukey, H.B., F.W. Went, R.M. Muir, and J. van Overbeek. 1954. Nomenclature of chemical plant regulators. *Plant Physiol* 29:307.
64. van Overbeek, J., E.S. deVasquez, and S.A. Gordon. 1947. Free and bound auxin in the vegetative pineapple plant. *Am. J. Bot* 34:266.
65. Went, F.W. 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 35:723.
66. Went, F.W. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec Trav. Bot. Néerl* 25:1.
67. Went, F.W. 1934. On the pea test method for auxin, the plant growth hormone. *K. Akad. Wetenschap. Amsterdam Proc. Sect. Sci* 37:547.
68. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
69. Wildman, S.G., M.G. Ferri, and J. Bonner 1947. The enzymatic conversion of tryptophan to auxin by spinach leaves. *Arch Biochem. Biophys.* 13:131.
70. Wildman, S.G., and R.M. Muir. 1949. Observation on the mechanism of auxin formation in plant tissues. *Plant Physiol.* 24:84.
71. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of indole acetic acid oxidase from cultures of crown-gall. *Exp. J. Bot.* 12:188.
72. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock. 1942. Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 12:321.
73. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock, and F. Wilcox. 1936. Several esters as plant hormones. *Contr. Boyce Thompson Inst* 8:105.
- celeration and retardation of abscission by indole-acetic acid. *Science* 114:688.
3. Addicott, F.T., and R.S. Lynch. 1955. Physiology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol* 6:211
4. Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology* London Leonard Hill Books.
5. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol* 16:637
6. Beyer, E.M. 1973. Abscission: support for a role of ethylene modification of auxin transport *Physiol Plant.* 52:1.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63
8. Bonner, J. 1934. The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena* coleoptile. *Protoplasma* 21:406
9. Briggs, W.R. 1964. *Phototropism in higher plants*. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology I*. New York: Academic Press.
10. Champagnat, P. 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gen. Bot* 62:325.
11. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1963. Auxin structure and abscission activity. *Plant Physiol* 38:268.
12. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1965. Changes in abscission processes with aging. *Plant Physiol.* 40:96.
13. Cholodny, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. Wiss. Bot.* 65:447.
14. Cholodny, N. 1931. Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* 14:207.
15. Cleland, R.E., and H. Burström. 1961. Theories of the auxin action on cellular elongation. A summary. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedias of Plant Physiology* 14:807. Berlin: Springer.
16. Courtney, J.S., D.J. Morré, and J.L. Key. 1967. Inhibition of RNA synthesis and auxin-induced cell wall extensibility and growth by actinomycin D. *Plant Physiol.* 42:434.
17. De Hertogh, A.A., D.C. McCune, J. Brown, and D. Antoine. 1965. The effect of antago-

Chapter 18

- nists of RNA and protein biosynthesis on IAA and 2,4-D induced growth of green pea stem sections. *Contrib. Boyce Thompson Inst* 23:23.
18. Devlin, R.M. 1964 Effects of parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission of debladed petioles of *Phaseolus vulgaris*. *N. Dakota Acad. Sci. Proc.* 18:75.
19. Devlin, R.M., and M.A. Hayat. 1966. Effects of indole-3-acetic acid and parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission in petioles of debladed leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Am. J. Bot.* 53:115.
20. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
21. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergh. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
22. Evans, M.L., and P.M. Ray. 1969. Timing of the auxin response in coleoptiles and its implications regarding auxin action. *J. Gen. Physiol.* 53:1.
23. Fan, D.F., and G.A. MacLachlan. 1967. Massive synthesis of ribonucleic acid and cellulose in the pea epicotyl in response to indoleacetic acid, with and without concurrent cell division. *Plant Physiol.* 42:1114.
24. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
25. French, R.C., and H. Beevers. 1953. Respiratory and growth responses induced by growth regulators and allied compounds. *Am. J. Bot.* 40:660.
26. Galston, A.W. 1949. Indoleacetic-nicotinic acid interactions in the etiolated pea plant. *Plant Physiol.* 24:557.
27. Gordon, C.J. 1961. Morphogenetic effects of synthetic auxins. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:807 Berlin: Springer.
28. Gregory, F.G., and J.A. Veale. 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:1.
29. Gustafson, F.G. 1936. Inducement of fruit development by growth-promoting chemicals. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:628.
30. Gustafson, F.G. 1939. The cause of natural parthenocarpy. *Am. J. Bot.* 26:135.
31. Haberlandt, G. 1913. *Zur Physiologie der Zellteilung*. Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss. 318.
32. Hardin, J.W., J.H. Cherry, D.J. Morré, and C.A. Lembi. 1972. Enhancement of RNA polymerase activity by a factor released by auxin from plasma membrane. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 69:3146.
33. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena* coleoptiles in different CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
34. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
35. Iversen, T., and P. Larsen. 1973. Movement of amyloplasts in the statocytes of geotropically stimulated roots. The pre-inversion effect. *Physiol. Plant.* 28:172.
36. Jackson, W.T. 1960. Effect of indoleacetic acid on rate of elongation of root hairs on *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 13:36.
37. Juniper, B.E., and A. French. 1970. The fine structure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize. *Planta* 95:314.
38. Juniper, B.E., S. Groves, B. Landau-Schachar and L.J. Audus. 1966. Root cap and the perception of gravity. *Nature* 209:93.
39. Key, J.L., and J.C. Shannon. 1964. Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue. *Plant Physiol.* 39:360.
40. Laibach, F. 1933. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideen pollinien. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 51:336.
41. Larsen, P. 1961. The physical phase of gravitational stimulation. In *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press.
42. Larsen, P. 1965. Geotropic responses in roots as influenced by their orientation be-

- fore and after stimulation. *Physiol. Plant* 18:747.
43. Larsen, P. 1969. The optimum angle of geotropic stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiol. Plant* 22:469.
 44. LaRue, C.D. 1936. The effect of auxin on the abscission of petioles. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:254.
 45. Lund, H.A. 1956. Growth hormones in the styles and ovaries of tobacco responsible for fruit development. *Am. J. Bot.* 43:562.
 46. Massart, J. 1902. Sur la pollination sans fécondation. *Bull. Jard. Bot. Brux* 1:89.
 47. Masuda, Y., E. Tanimoto, and S. Wada. 1967. Auxin-stimulated RNA synthesis in oat coleoptile cells. *Physiol. Plant* 20:713.
 48. Muir, R.M. 1942. Growth hormones as related to the setting and development of fruit in *Nicotiana tabacum*. *Am. J. Bot.* 29:716.
 49. Muir, R.M. 1947. The relationship of growth hormones and fruit development. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 33:303.
 50. Naqvi, S.M., R.R. Dedolph, and S.A. Gordon. 1965. Auxin transport and geoelectric potential in corn coleoptile sections. *Plant Physiol.* 40:966.
 51. Nooden, L. 1968. Studies on the role of RNA synthesis in auxin induction of cell enlargement. *Plant Physiol.* 43:140.
 52. Rosetter, F.N., and W.P. Jacobs. 1953. Studies on abscission—the stimulating role of nearby leaves. *Am. J. Bot.* 40:276.
 53. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1970. Enhancement of wall loosening and elongation by acid solutions. *Plant Physiol.* 46:250.
 54. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Morroy, eds., *Current Topics Developmental Biology*, vol. II. *Pattern Development*. New York: Academic Press.
 55. Rubinstein, B. and A.C. Leopold. 1963. Analysis of the auxin control of bean leaf abscission. *Plant Physiol.* 38:262.
 56. Sacher, J.A. 1967. Senescence: action of auxin and kinetin in control of RNA and protein synthesis in subcellular fractions of bean endocarp. *Plant Physiol.* 42:1334.
 57. Sacher, J.A. 1967. Control of synthesis of RNA and protein in subcellular fractions of *Rhoeo discolor* leaf sections by auxin and kinetin during senescence. *Exp. Geront.* 2:261.
 58. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
 59. Scott, F.M., M.R. Schroeder, and F.M. Turrell. 1948. Development of abscission in the leaf of Valencia orange. *Bot. Gaz.* 109:381.
 60. Shimoda, C., Y. Masuda, and N. Yanagishima. 1967. Nucleic acid metabolism involved in auxin-induced elongation of yeast cells. *Physiol. Plant.* 20:299.
 61. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
 62. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1934. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 20:480.
 63. Sonneborn, T.M. 1964. The differentiation of cells. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 51:915.
 64. Thimann, K.V. 1937. On the nature of inhibitions caused by auxin. *Am. J. Bot.* 24:407.
 65. Thimann, K.V. 1956. Studies on the growth and inhibition of isolated plant parts. V. The effects of cobalt and other metals. *Am. J. Bot.* 43:241.
 66. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
 67. Wilkins, M.B., and S. Shaw. 1967. Geotropic response of coleoptiles under anaerobic conditions. *Plant Physiol.* 42:1111.
 68. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
 69. Yasuda, S. 1934. The second report on the behaviour of the pollen tubes in the production of seedless fruits caused by interspecific pollination. *Jap. J. Genet.* 9:118.
 70. Zimmerman, B.K., and W.R. Briggs. 1963.

Phototropic dosage-response curves for oat coleoptiles. *Plant Physiol.* 38:248.

71. Zimmerman, P.W., and F Wilcoxon. 1935. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7:209.

Chapter 19

1. Audus, L.J. 1959. *Plant Growth Substances* New York: Interscience Publishers.
2. Bennett, P.A., and M.J. Chrispeels. 1972. De novo synthesis of ribonuclease and β -1,3-glucanase by aleurone cells of barley. *Plant Physiol.* 49:445.
3. Birch, A.J., R.W. Richards, and H. Smith 1958. The biosynthesis of gibberellic acid. *Proc Chem Soc.* 192.
4. Brian, P.W., and H.G. Hemming 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings *Physiol Plant.* 8:669.
5. Brian, P.W., G.W. Elson, H.G. Hemming, and M. Radley. 1954. The plant growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*. *J. Sci. Food Agr.* 5:602.
6. Briggs, D.E. 1964. Origin and distribution of α -amylase in malt. *J. Inst. Brewing* 70:14.
7. Brown, G.N., and C.Y. Sun. 1973. Effects of abscisic acid on senescence, permeability and ribosomal patterns in mimosa hypocotyl callus tissue. *Physiol. Plant.* 28:412
8. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1966. Inhibition of gibberellic acid-induced formation of α -amylase by abscisic II. *Nature* 212:1066.
9. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Gibberellic acid-enhanced synthesis and release of α -amylase and ribonuclease by isolated barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 42:398.
10. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisic in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008.
11. Cleland, R., and N. McCombs. 1964. Gibberellic acid: action in barley endosperm does not require endogenous auxin. *Science* 150:497.
12. Crane, J.C., P.E. Primer, and R.C. Campbell. 1960. Gibberellin-induced parthenocarp in *Prunus*. *Proc. Am. Soc. Hort Sci* 75:129.
13. Davison, R.M. 1960. Fruit-setting of apples using gibberellic acid. *Nature* 188:681.
14. Dennis, D.T., C.D. Upper, and C.A. West. 1965. An enzymic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO-1618 and other plant growth retardants. *Plant Physiol* 40:948.
15. Dennis, D.T., and C.A. West. 1967. Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (-)-kaurene to (-)-kauren-19-oic acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* Greene. *J. Biol. Chem* 242:3293.
16. Devlin, R.M., and I.E. Demoranville 1967. Influence of gibberellic acid and gibrel on fruit set and yield in *Vaccinium macrocarpan* cv. Early Black. *Physiol Plant* 20:587.
17. Evins, W.H., and J.E. Varner. 1972. Hormonal control of polynibosome formation in barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 49:348
18. Fosket, D.E., and K.C. Short 1973. The role of cytokinin in the regulation of growth. DNA synthesis and cell proliferation in cultured soybean tissue (*Glycine max* var. Bi-loxi). *Physiol. Plant.* 28:14
19. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468
20. Galston, A.W., and D.C. McCune. 1961. An analysis of gibberellin-auxin interaction and its possible metabolic basis. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation* Ames Iowa State University Press
21. Galston, A.W., and W.K. Purves 1960. The mechanism of action of auxin. *Ann Rev Plant Physiol* 11:239
22. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
23. Harder, R., and R. Bunsow. 1956. Einfluss des Gibberellins auf die Blütenbildung bei

- Kalanchoë blossfeldiana. *Naturwissenschaften* 43:544.
24. Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:149.
 25. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspec Biol Med.* 21:120.
 26. Hillman, W.S., and W.H. Purves. 1961. Does gibberellin act through an auxin-mediated mechanism? In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
 27. Hyde, B.B., and L.G. Paleg. 1963. Ultrastructural changes in cells of isolated barley aleurone incubated with and without gibberellic acid. *Am. J. Bot.* 50:615.
 28. Jacobson, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
 29. Jacobsen, J.V., and J.E. Varner. 1967. Gibberellic acid-induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1596.
 30. Kato, J. 1953. Studies on the physiological effect of gibberellin. I. On the differential activity between gibberellin and auxin. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto B* 29:189.
 31. Kato, J. 1958. Studies on the physiological effect of gibberellin. II. On the interaction of gibberellin with auxins and growth inhibitors. *Physiol. Plant.* 11:10.
 32. Kato, J. 1961. Physiological action of gibberellin with special reference to auxin. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
 33. Kende, H., and A. Lang. 1964. Gibberellin and light inhibition of stem growth in peas. *Plant Physiol.* 39:439.
 34. Kende, H., H. Nunnemann, and A. Lang. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis by AMO-1618 and CCC in *Fusarium moniliforme*. *Naturwissenschaften* 50:559.
 35. Kessler, B. 1973. Hormonal and environmental modulation of gene expression in plant development. In J.K. Pollack and J.W. Lee, eds., *The Biochemistry of Gene Expression in Higher Organisms*. Sydney: Australia and New Zealand Book Company.
 36. Kessler, B., and I. Snir. 1969. Interaction *in vitro* between gibberellin and DNA. *Biochim. Biophys. Acta* 195:207.
 37. Kohler, D., and A. Lang. 1963. Evidence for substances in higher plants interfering with response of dwarf peas to gibberellin. *Plant Physiol.* 38:555.
 38. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The relationship of gibberellin and auxin in plant growth. *Plant Cell Physiol.* 5:61.
 39. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The mechanism of gibberellic action in the dwarf pea. *Plant Cell Physiol.* 5:259.
 40. Kurosawa, E. 1926. Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 16:213.
 41. Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 43:709.
 42. Lang, A. 1970. Gibberellins: structure and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:537.
 43. Lang, A., and E. Reinhard. 1961. Gibberellins and flower formation. *Adv. Chem.* 28:71.
 44. Lockhart, J.A. 1961. The hormonal mechanism of growth inhibition by visible radiation. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
 45. Lockhart, J.A. 1962. Kinetic studies of certain anti-gibberellins. *Plant Physiol.* 37:759.
 46. Lockhart, J.A. 1964. Physiological studies on light-sensitive stem growth. *Planta* 62:97.
 47. Luckwill, L.C. 1959. Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In D. Rudnick, ed., *Cell, Organism and Milieu, 17th Growth Symposium*. New York: Ronald Press.
 48. MacLeod, A.M., and A.S. Millar. 1962. Effect of gibberellic acid on barley endosperm. *J. Inst. Brewing* 68:322.
 49. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.

50. Mohr, H. 1962. Primary effects of light on growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:465.
51. Mohr, H., and V. Appuhn. 1961. Zur Wechselwirkung von Licht und Gibberellinsäure. *Naturwissenschaften* 48:483
52. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
53. Nitsch, J.P. 1959 Changes in endogenous growth-regulating substances during flower initiation. *Fourth International Congress of Biochemistry*. London: Pergamon Press
54. Ockerse, R., and A.W. Galston. 1967 Gibberellin-auxin interaction in pea stem elongation. *Plant Physiol.* 42:47.
55. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:293
56. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: II. On starch hydrolyzing enzymes of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:902.
57. Paleg, L. 1964. Cellular localization of the gibberellin-induced response of barley endosperm. In J.P. Nitsch, ed., *Régulateurs naturels de la croissance végétale*. Paris: C.N.R.S.
58. Paleg, L.G. 1965. Physiological effects of gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:291.
59. Phunney, B.O., and C.A. West. 1961. Gibberellins and plant growth. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:1185 Berlin: Springer.
60. Purves, W.K., and W.S. Hillman. 1958. Response of pea stem sections to indoleacetic acid, gibberellic acid, and sucrose as affected by length and distance from apex. *Physiol. Plant.* 11:29.
61. Rebeiz, C.A., and J.C. Crane. 1961 Growth regulator-induced parthenocarpy in the Bing cherry. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 78:69
62. Sachs, R.M., and A.M. Kofranek. 1963 Comparative cytological studies on inhibition and promotion of stem growth in *Chrysanthemum morifolium*. *Am. J. Bot.* 50:772.
63. Sawada, K. 1912. Disease of agricultural products in Japan. *Formosan Agr. Rev.* 36:10.
64. Sawada, K., and E. Kurosawa. 1924. On the prevention of the bakanae disease of rice. *Exp. Sta. Bull. Formosa* 21:1.
65. Shechter, I., and C.A. West. 1969. Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from *trans*-geranylgeranyl pyrophosphate. *J. Biol. Chem.* 244:3200.
66. Sironval, C. 1961. Gibberellins, cell division, and plant flowering. In M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
67. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Müller. 1965. Cytokunins. *Science* 148:532.
68. Snur, I., and B. Kessler. 1975. Influence of ethidium bromide on the gibberellin-induced elongation of cucumber seedlings. *Physiol. Plant* 35:191.
69. Stodola, F.H., K.B. Roper, D.I. Fennell, H.F. Conway, V.E. Johns, C.T. Langford, and R.W. Jackson. 1955. The microbial production of gibberellins A and X. *Arch. Biochem. Biophys.* 54:240.
70. Stuart, N.W., and H.M. Cathey. 1961. Applied aspects of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:369.
71. Valdovinos, J.G., and L.C. Ernest. 1967 Effect of gibberellic acid and cycocel on tryptophan metabolism and auxin destruction in the sunflower seedling. *Physiol. Plant* 20:682.
72. Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. 3rd ed. New York: Academic Press
73. Varner, J.E., and G. Ram Chandra, and M.J. Chrispeels. 1965. Gibberellic acid-controlled synthesis of α -amylase in barley endosperm. *J. Cell Comp. Physiol.* 66(Suppl. 1):55
74. West, C.A. 1973. Biosynthesis of gibberellins. In B.V. Milborrow, ed., *Biosynthesis and its Control in Plants*. London: Academic Press.
75. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of in-

- doleacetic acid oxidase from tissue cultures of crown-gall. *J. Exp. Bot.* 12:188.
76. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
 77. Wittwer, S.H., and M.J. Bukovac. 1962. Exogenous plant growth substances affecting floral initiation and fruit set. *Proc. Plant Sci. Symp. Cambell Soup Company*, 65.
 78. Yabuta, T. 1935. Biochemistry of the "bakanae" fungus of rice. *Agr. Hort.* (Tokyo) 10:17.
 79. Yabuta, T., and T. Hayashi. 1939. Biochemical studies on "bakanae" fungus of the rice. II. Isolation of "gibberellin," the active principle which makes the rice seedlings grow slenderly. *J. Agr. Chem. Soc. (Japan)* 15:257.
 - active ribonucleosides in pure *Escherichia coli* t-RNA species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 67(3):1448.
 7. Bewli, I.S., and F.H. Witham. 1976. Characterization of the kinetin-induced water uptake by detached radish cotyledons. *Bot. Gaz.* 137:58.
 8. Bonner, J., and J. English. 1938. A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. *Plant Physiol.* 13:331.
 9. Bonnett, H.T., and J.G. Torrey. 1965. Chemical control of organ formation in root segments of *Convolvulus* culture in vitro. *Plant Physiol.* 40:1228.
 10. Bui-Dang-Ha, D., and J.P. Nitsch. 1970. Isolation of zeatin riboside from the chickory root. *Planta* (Berlin) 85:119.
 11. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1966. The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 55:262.
 12. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1969. Auxin-stimulated ethylene formation: its relationship to auxin-inhibited growth, root geotropism, and other plant processes. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. Ottawa. Runge Press.
 13. Burg, S.P., and C.D. Clagett. 1967. Conversion of methionine to ethylene in vegetative tissue and fruits. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 127:125.
 14. Burrows, W.J., D.J. Armstrong, M. Kaminek, F. Skoog, R.M. Bock, S.M. Hecht, L.G. Dammann, N.J. Leonard, and J. Occolowitz. 1970. Isolation and identification of four cytokinins from wheat germ transfer ribonucleic acid. *Biochemistry* 9:1867.
 15. Caplin, S.M., and F.C. Steward. 1952. Investigations on the growth and metabolism of plant cells. II. *Ann. Bot.* (London) 16:219.
 16. Chadwick, A.V., and S.P. Burg. 1970. Regulation of root growth by auxin-ethylene interaction. *Plant Physiol.* 45:192.
 17. Chalutz, E. 1973. Ethylene-induced phenyl-

Chapter 20

1. Adamson, D. 1962. Expansion and division in auxin-treated plant cells. *Can. J. Bot.* 40:719.
2. Aldwinkle, H.S., and I.W. Selman. 1967. Some effects of supplying benzyladenine to leaves and plants inoculated with viruses. *Ann. of Appl. Biol.* 60:49.
3. Armstrong, D.J., W.J. Burrows, R. Skoog, K.L. Roy, and D. Söli. 1969. Cytokinins: distribution in t-RNA species of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 63:834.
4. Arora, N., F. Skoog, and O.N. Allen. 1959. Kinetin-induced pseudonodules on tobacco roots. *Am. J. Bot.* 46:610.
5. Banerji, D., and M.M. Laloraya. 1968. Biochemical changes accompanying kinetin-induced expansion of isolated *Cucurbita pepo* cotyledons. In S.M. Sircar, ed. *International Symposium on Plant Growth Substances*. Calcutta: University Press.
6. Bartz, J., D. Söli, W.J. Burrows, and F. Skoog. 1970. Identification of the cytokinin-

- lalanine ammonia-lyase activity in carrot roots. *Plant Physiol* 51:1033.
18. Chibnall, A.C. 1954. Protein metabolism in rooted runner-bean leaves. *New Phytol* 53:31
19. Conforth, J.W., B.V. Milborrow, G. Ryback, and P.F. Wareing. 1965. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II. *Nature* (London) 205:1269
20. Das, N.K., K. Patau, and F. Skoog. 1956. Initiation of mitosis and cell division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 9:640.
21. Dure, L.S. 1975 Seed formation. *Ann. Rev. Plant Physiol* 26:259
22. Eagles, C.F., and P.F. Wareing. 1963. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature* (London) 199:874.
23. Esahi, Y., and A.C. Leopold. 1969. Cotyledon expansion as a bioassay for cytokinins. *Plant Physiol.* 44:618.
24. Fittler, F., and R.H. Hall. 1966 Selective modification of yeast seryl-t-RNA and its effect on the acceptance and binding functions. *Biochem Biophys Res Comm* 25:441
25. Frenkel, C., I. Klein, and D.R. Dilley. 1968 Protein synthesis in relation to ripening of pome fruits. *Plant Physiol.* 43:1146.
26. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
27. Geffer, M.L., and R.L. Russell. 1969. Role of modifications in tyrosine t-RNA: a modified base affecting ribosome binding. *J. Mol Biol* 39:145.
28. Gibbons, G.S.B., and M.B. Wilkins. 1970. Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic responses. *Nature* 226 558.
29. Glasziou, K.T. 1957. Respiration and levels of phosphate esters during kinetin-induced cell division in tobacco pith sections. *Nature* 179:1083.
30. Glinka, Z. 1973. Absciscic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. *Plant Physiol.* 51:217.
31. Gupta, G., R.P. Geeta, and S.C. Maheshwari. 1970 Cytokinins in seeds of pumpkin. *Plant Physiol* 45:14
32. Haberlandt, G. 1913 Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss* 318
33. Hall, R.H., L. Csonka, H. David, and B. McLennan. 1967. Cytokinins in the soluble RNA of plant tissues. *Science* 156:69.
34. Hall, R.H., and R.S. deRopp. 1955. Formation of 6-furfurylamino-purine from DNA breakdown products. *J. Am. Chem. Soc.* 77:6400.
35. Hall, R.H., M.J. Robbins, L. Stasiuk, and R. Thedford. 1966 Isolation of N⁶-γ,γ-dimethylallyl adenosine from soluble ribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 88:2614.
36. Hecht, S.M., N.J. Leonard, W.J. Burrows, D.J. Armstrong, F. Skoog, and J. Occolowitz. 1969. Cytokinin of wheat germ transfer RNA: 6-(4-hydroxy-3-methyl-2-butenyl-amino)-2-methylthio-9-B-D-ribofuranosyl purine. *Science* 166:1272.
37. Helgeson, J.P. 1968. The cytokinins. *Science* 161 974
38. Helgeson, J.P., and N.J. Leonard. 1966. Cytokinins: identification of compounds isolated from *Corynebacterium fascians*. *Proc Natl Acad Sci. U.S.* 56:60.
39. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspect Biol. Med* 21:120
40. Huff, A.K., and C.W. Ross. 1975. Promotion of radish cotyledon enlargement and reducing sugar content by zeatin and red light. *Plant Physiol* 56:429.
41. Hulme, A.C., M.J.C. Rhodes, T. Galliard, and L.S.C. Wooltorton. 1968. Metabolic changes in excised fruit tissue. IV. Changes occurring in discs of apple peel during the development of the respiration climacteric. *Plant Physiol.* 43:1154.
42. Jablonski, J.R., and F. Skoog. 1954. Cell enlargement and cell division in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 7:16.
43. Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonu-

- cleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
44. Kidd, F., and C. West. 1930. Physiology of fruit. I. Changes in the respiratory activity of apples during their senescence at different temperatures. *Proc. Roy. Soc. (London)* B106:93.
 45. Kirdály, Z., and J. Szirmai. 1964. The influence of kinetin on tobacco mosaic virus production in *Nicotiana glutinosa* leaf discs. *Virology* 23:286.
 46. Klämbt, D., G. Thies, and F. Skoog. 1966. Isolation of cytokinins from *Corynebacterium fascians*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 56:52.
 47. Koshimizu, K., T. Kusaki, T. Mitsui, and S. Matsubara. 1967. Isolation of a cytokinin, (-)dihydrozeatin, from immature seeds of *Lupinus luteus*. *Tetrachadron Letters* 14:1317.
 48. Krasnuk, M., F.H. Witham, and J.R. Tegley. 1971. Cytokinins extracted from pinto bean fruit. *Plant Physiol.* 48:320.
 49. Letham, D.S. 1960. The separation of plant cells with ethylenediamine-tetracetic acid. *Exp. Cell Res.* 21:353.
 50. Letham, D.S. 1963. Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays*. *Life Sci.* 2:569.
 51. Letham, D.S. 1966. Isolation and probable identity of a third cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:1999.
 52. Letham, D.S. 1966. Purification and probable identity of a new cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:551.
 53. Letham, D.S. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:349.
 54. Letham, D.S. 1971. Regulators of cell division in plant tissues. XII. A cytokinins bioassay using excised radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 25:391.
 55. Letham, D.S., and C.O. Miller. 1965. Identity of kinetin-like factors from *Zea mays*. *Plant Cell Physiol.* 6:355.
 56. Lieberman, M., L.W. Mapson, A.T. Kurnishi, and D.A. Wardale. 1966. Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. *Plant Physiol.* 41:376.
 57. Liu, W.C., and H.R. Carns. 1961. Isolation of abscisin, an abscission accelerating substance. *Science* 134:384.
 58. Lyons, J.M., and H.K. Pratt. 1964. An effect of ethylene on swelling of isolated mitochondria. *Arch. Biochem. Biophys.* 104:318.
 59. McGilvery, R.W. 1979. *Biochemistry: a functional approach*. Philadelphia: Saunders.
 60. McLane, S.R., and A.E. Murneek. 1952. *The Detection of Syngenin, an Indigenous Plant Hormone by Culture of Immature Corn Embryos*. Bull. 496. Agr. Exp. Sta., University of Missouri.
 61. Mansfield, T.A. 1976. Delay in the response of stomata to abscisic acid in CO₂-free air. *J. Exp. Bot.* 27:559.
 62. Mansfield, T.A., A.R. Wellburn, and T.J.S. Moreira. 1978. The role of abscisic acid and farnesol in the alleviation of water stress. *Philos. Trans. Roy. Soc. (London)* B284:471.
 63. Matsubara, S., D.J. Armstrong, and F. Skoog. 1968. Cytokinins from t-RNA of *Corynebacterium fascians*. *Plant Physiol.* 43:451.
 64. Matsubara, S., and K. Koshimizu. 1966. Factors with cytokinin activity in young *Lupinus luteus* seeds and their partial purification. *Bot. Mag. (Tokyo)* 79:389.
 65. Mayak, S., and A.H. Halevy. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. *Plant Physiol.* 50:341.
 66. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.
 67. Milborrow, B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259.
 68. Milborrow, B.V. 1978. The stability of conjugated abscisic acid during wilting. *J. Exp. Bot.* 209:1059.
 69. Milborrow, B.V. 1979. Antitranspirants and regulation of abscisic acid content. *Australian J. Plant Physiol.* 6:249.
 70. Miller, C.O. 1956. Similarity of some kinetin and red light effects. *Plant Physiol.* 31:318.

71. Miller, C.O. 1960. An assay for kinetin-like materials. *Plant Physiol.* (Suppl.) 35:xxvi.
72. Miller, C.O. 1961. A kinetin-like compound in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 47:170.
73. Miller, C.O. 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives. compounds from maize which promote cell division. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 54:1052.
74. Miller, C.O. 1967. Zeatin and zeatin riboside from a mycorrhizal fungus. *Science* 157:1055.
75. Miller, C.O. 1980. Cytokinin inhibition of respiration in mitochondria from six plant species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 77:4731.
76. Miller, C.O., F. Skoog, F.S. Okumura, M.H. von Slatza, and F.M. Strong. 1956. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1375.
77. Miller, C.O., F. Skoog, M.H. von Slatza, and F.M. Strong. 1955. Kinetin: a cell division factor from deoxyribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 77:1392.
78. Miller, C.O., and F.H. Witham. 1964. A kinetin-like factor from maize and other sources. *Colloq. Centre Natl. Res. Sci. (Paris)* 123 I-VI.
79. Miura, G.A., and C.O. Miller. 1969. Cytokinins from a variant strain of cultured soybean cells. *Plant Physiol.* 44:1035.
80. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
81. Mothes, K. 1960. Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjungung. *Naturwissenschaften* 47:337-351. In Y. Oota. 1964. RNA in developing plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:17.
82. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism. In *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press.
83. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin-induced directed transport of substances in excised leaves in the dark. *Phytochemistry* 1:58.
84. Mullins, M.G. 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.* 18:206.
85. Nakazaki, Y. 1971. Effect of kinetin on local lesion formation on detached bean leaves inoculated with tobacco mosaic virus or its nucleic acid. *Ann. Phytopathol. Soc. (Japan)* 37:307.
86. Netien, G., and G. Beauchesne. 1952. Action d'un extrait liquide de graines de maïs immatures (lait de maïs) sur la croissance des tissus de tubercules de topinambour cultivés *in vitro*. *Compt. Rend.* 234:1306.
87. Netien, G. and G. Beauchesne. 1953. Différentes substances de croissance décelées dans l'extrait laiteux de graines de maïs et étudiées sur cultures *in vitro* de tissus de tubercules de topinambour. *Compt. Rend.* 237:1026.
88. Ohkuma, K., F.T. Addicott, O.E. Smith, and W.E. Thiessen. 1965. The structure of abscisic acid. *Tetrahedron Lett.* 29:2529.
89. Ohkuma, K., J.L. Lyon, F.T. Addicott, and O.E. Smith. 1963. Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science* 142:1592.
90. Osborne, D.J. 1959. Control of leaf senescence by auxins. *Nature* 183:1459.
91. Osborne, D.J. 1962. Effect of kinetin on protein and nucleic acid metabolism in *Xanthium* leaves during senescence. *Plant Physiol.* 37:595.
92. Osborne, D.J., and M. Hallaway. 1960. Auxin control of protein levels in detached autumn leaves. *Nature* 188:240.
93. Person, C., D.J. Samborski, and F.R. Forsyth. 1957. Effect of benzimidazole on detached wheat leaves. *Nature* 180:1294.
94. Pilet, P.E. 1972. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
95. Powell, R.D., and M.M. Griffith. 1960. Some anatomical effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. *Plant Physiol.* 35:273.
96. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309.
97. Raschke, K., and M. Pierce. 1973. Uptake of

- sodium and chloride by guard cells of *Vicia faba*. Plant Research "72," MSU/AEC Plant Res. Lab. Mich. State Univer. 146.
98. Reid, M., and H.K. Pratt. 1972. Effects of ethylene on potato tuber respiration. *Plant Physiol.* 49:252.
99. Richmond, A.E., and A. Lang. 1957. Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthum* leaves. *Science* 125:650.
100. Rijven, A.H.G.C., and V. Parkash. 1971. Action of kinetin on cotyledons of fenu-greek. *Plant Physiol.* 47:59.
101. Robbins, M.J., R.H. Hall, R. Thedford, and L. Stasiuk. 1967. N⁶-(Δ²-isopentenyl) adenosine: a component of the transfer ribonucleic acid of yeast and mammalian tissue. Method of isolation and characterization *Biochemistry* 6:1837.
102. Sacher, J.A. 1966. Permeability characteristics and amino acid incorporation during senescence (npening) of banana tissue. *Plant Physiol.* 41:701.
103. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
104. Shaw, A., and D.V. Wilson. 1964. The synthesis of zeatin. *Proc. Chem. Soc.* 231.
105. Skoog, F., D.J. Armstrong, J.D. Cherayil, A.C. Hampel, and R.M. Bock. 1966. Cytokinin activity: localization in t-RNA preparations. *Science* 154:1354.
106. Skoog, F., and C.O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vivo*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:118.
107. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
108. Sugijura, M., K. Umemura, and Y. Oota. 1962. The effect of kinetin on protein level of tobacco leaf disks. *Physiol. Plant.* 15:457.
109. Sveshnikova, I.N., and V.A. Kokhlova. 1969. Cytological study of the effect of 6-benzyl-aminopurine and kinetin on isolated flax cotyledons. *Soviet Plant Physiol.* 16:570.
110. Tavantzis, S.M., S.H. Smith, and F.H. Witham. 1979. The influence of kinetin on tobacco ring-spot virus infectivity and the effect of virus infection on the cytokinin activity in intact leaves of *Nicotiana glutinosa* L. *Physiol. Plant Path.* 14:227.
111. Tegley, J.R., F.H. Witham, and M. Krasnuk. 1971. Chromatographic analysis of a cytokinin from tissue cultures of crown-gall. *Plant Physiol.* 47:581.
112. Thimann, K.V. 1972. The natural plant hormones. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology* New York: Academic Press.
113. Torrey, J.G. 1958. Endogenous bud and root formation by isolated roots of *Convolvulus* grown *in vitro*. *Plant Physiol.* 33:258.
114. Torrey, J.G. 1962. Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments. *Physiol. Plant.* 15:177.
115. Tucker, D.J. 1977. Apical dominance in the "Rogue" tomato. *Ann. Bot.* 41:181.
116. Tucker, D.J. 1977. Hormonal regulation of lateral bud outgrowth in the tomato. *Plant Sci. Lett.* 8:105.
117. Tucker, D.J. 1978. Apical dominance in the tomato: the possible roles of auxin and abscisic acid. *Plant Sci. Lett.* 12:273.
118. Upper, C.D., J.P. Helgeson, J.D. Kemp, and C.J. Schmidt. 1970. Gas-liquid chromatographic isolation of cytokinins from natural sources. *Plant Physiol.* 45:543.
119. van Overbeek, J., M.E. Conklin, and A.F. Blakeslee. 1941. Factors in coconut milk essential for growth and development of *Datura* embryos. *Science* 94:350.
120. van Overbeek, J., R. Siu, and A.J. Haagen-Smit. 1944. Factors affecting the growth of *Datura* embryos *in vitro*. *Am. J. Bot.* 31:219.
121. Von Abrams, G.J., and H.K. Pratt. 1967. Effect of ethylene on the permeability of excised cantaloupe fruit tissue. *Plant Physiol.* 42:299.
122. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
123. Wang, C.Y., and W.M. Mellenthin. 1972. Internal ethylene levels during ripening and climacteric in Anjou pears. *Plant Physiol.* 50:311.
124. Wehnelt, B. 1927. Untersuchungen über

- das Wundhormon der Pflanzen. *Jarb. Wiss. Bot.* 66:773.
125. Wickson, M., and K.V. Thimann. 1958. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiol. Plant.* 11:62.
 126. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
 - 127. Witham, F.H., and C.O. Miller. 1965. Biological properties of a kinetin-like substance occurring in *Zea mays*. *Plant Physiol.* 18:1007.
 128. Yang, S.F. 1969. Biosynthesis of ethylene. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. Ottawa: Runge Press.
 129. Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *Hort. Sci.* 15:238.
 130. Yang, S.F., H.S. Ku, and H.K. Pratt. 1966. Ethylene production from methionine by flavin mononucleotide and light. *Biochem Biophys. Res. Comm.* 24:739.
 131. Young, R.E., and J.B. Bale. 1967. Phosphorylation in avocado fruit slices in relation to the respiratory climacteric. *Plant Physiol.* 42:1357.
 132. Zachau, H., D. Dutting, and H. Feldmann. 1966. Senne specific transfer ribonucleic acid. XIV. Comparison of nucleotide sequences and secondary structure models. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 31:417.
 4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1952. The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:929.
 5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1956. Photoperiodism. In A. Hollander ed., *Radiation Biology*. New York: McGraw-Hill.
 6. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and K.V. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:662.
 7. Briggs, W.R., and H.W. Siegelman. 1965. Distribution of phytochrome in etiolated seedlings. *Plant Physiol.* 40:934.
 8. Butler, W.L., K.H. Norris, H.W. Siegelman, and S.B. Hendricks. 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 45:1703.
 9. Cajalchjan, M.C. 1958. Hormonal factors in the flowering of plants. *Fiziol. Rast.* 5:541.
 10. Cajalchjan, M.C. 1961. Effect of gibberellins and derivatives of nucleic acid metabolism on plant growth and flowering. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
 11. Cleland, C.F., and W.R. Briggs. 1967. Flowering responses of the long-day plant *Lemna gibba* G3. *Plant Physiol.* 42:1553.
 12. Cleland, C.F., and J.A.D. Zeevaart. 1970. Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long day plant *Silene armeria*. *Plant Physiol.* 46:392.
 13. Cummings, B.G., and E. Wagner. 1968. Rhythmic processes in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19:381.
 14. Downs, R.J. 1956. Photoreversibility of flower initiation. *Plant Physiol.* 31:279.
 15. Garner, W.W., and H.A. Allard. 1920. Effect of length of day on plant growth. *J. Agr. Res.* 18:553.
 16. Hamner, K.C. 1940. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Bot. Gaz.* 101:658.
 17. Hamner, K.C., and J. Bonner. 1938. Photo-

Chapter 21

1. Barber, H.N., and D.M. Paton. A gene-controlled flowering inhibitor in *Pisum*. *Nature* 169:592.
2. Bonner, J. 1962. *In vitro* dark conversion and other properties of phytochrome. *Plant Physiol. (Suppl.)* 37:xxvii.
3. Borthwick, H.A. 1959. Photoperiodic control of flowering. In R.B. Withrow ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.

- periodism in relation to hormones as factors in floral initiation. *Bot. Gaz.* 100:388.
18. Heinze, P.H., M.W. Parker, and H.A. Borthwick. 1942. Floral initiation in Biloxi soybean as influenced by grafting. *Bot. Gaz.* 103:517.
 19. Hendricks, S.B. 1958. Photoperiodism. *Agron. J.* 50:724.
 20. Hendricks, S.B. 1959. The photoreaction and associated changes of plant photomorphogenesis. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
 21. Hillman, W.S. 1962. *The Physiology of Flowering*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
 22. Hillman, W.S. 1967. The physiology of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:301.
 23. Hillman, W.S. 1976. Biological rhythms and physiological timing. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:159.
 24. Hodson, H.K. and K.C. Hamner. 1970. Floral inducing extract from *Xanthium*. *Science* 167:384.
 25. Holdsworth, M. 1956. The concept of minimum leaf number. *J. Exp. Bot.* 7:395.
 26. Kendrick, R.E., and C.J.P. Spruit. 1973. Phytochrome properties and the molecular environment. *Plant Physiol.* 52:327.
 27. Khudain, A.K., and K.C. Hamner. 1954. The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. *Plant Physiol.* 29:251.
 28. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss. (Heidelberg)* B5:1.
 29. Knott, J.E. 1934. Effect of localized photoperiod on spinach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci. (Suppl.)* 31:152.
 30. Krishnamoorthy, H.N., and K.K. Nanda. 1967. Effect of intercalated long days and light interruption of dark period on flowering, extension growth and senescence of *Impatiens balsamina*. *Physiol. Plant.* 20:760.
 31. Lincoln, R.G., A. Cunningham, B.H. Carpenter, J. Alexander, and D.L. Mayfield. 1966. Florigenic acid from fungal culture. *Plant Physiol.* 41:1079.
 32. Lincoln, R.G., D.L. Mayfield, and A. Cunningham. 1961. Preparation of a floral initiating extract from *Xanthium*. *Science* 133:756.
 33. Long, E.M. 1939. Photoperiodic induction as influenced by environmental factors. *Bot. Gaz.* 101:168.
 34. Moore, T.J. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
 35. Naylor, A.W. 1953. Reactions of plants to photoperiod. In W. Loomis, ed., *Growth and Development in Plants*. Ames: University of Iowa Press.
 36. Naylor, A.W. 1961. The photoperiodic control of plant behavior. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 16:331. Berlin: Springer.
 37. Parker, M.W., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and N.J. Scully. 1946. Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short day plants. *Bot. Gaz.* 108:1.
 38. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé 1972. *De novo* synthesis of phytochrome. In G.O. Schenck, ed., *Book of Abstracts*. VI. International Congress in Photobiol., Biochem. 156.
 39. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé 1973. *De novo* synthesis of phytochrome in pumpkin hooks. *Plant Physiol.* 52:124.
 40. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1973. Turnover of phytochrome in pumpkin cotyledons. *Plant Physiol.* 52:128.
 41. Schwabe, W.W. 1959. Studies of long-day inhibition in short-day plants. *J. Exp. Bot.* 10:317.
 42. Siegelman, H.W., and W.L. Butler. 1965. Properties of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:383.
 43. Siegelman, H.W., and E.M. Firer. 1964. Purification of phytochrome from oat seedlings. *Biochemistry* 3:418.
 44. Salisbury, F.B., and C.W. Ross. 1978. *Plant Physiology*. 2nd ed. Belmont, Calif.: Wadsworth.
 45. Takimoto, A. 1960. Effect of sucrose on

- flower initiation of *Pharbitis*. *Plant Cell Physiol.* (Tokyo) 1:241.
46. Taylor, A.O., and B.A. Bonner. 1967. Isolation of phytochrome from the alga *Mesotetium* and liverwort *Sphaerocarpos*. *Plant Physiol.* 42:762.
 47. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
 48. Tournois, J. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chavvre. *Comp. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 155:297.
 49. van der Veen, R., and G. Meijer. 1959. *Light and Plant Growth*. New York: Macmillan.
 50. Zeevart, J.A.D. 1958. Flower formation as studied by grafting. *Med Landbouwhogeschool Wageningen* 58:1.
 51. Zeevaart, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:321.
 - logical factors influencing seed-stalk development in beets (*Beta vulgaris* L.). *Mem. Cornell Agr. Expt. Sta.* 154:1.
 8. Curtis, O.F., and H.T. Chang. 1930. The relative effectiveness of temperature of the crown as contrasted with that of the rest of the plant upon flowering of celery plants. *Am. J. Bot.* 17:1047.
 9. Daday, H. 1964. Genetic relationship between cold hardiness and growth at low temperature in *Medicago sativa*. *Heredity* 19:173.
 10. Dear, J. 1973. A rapid degradation of starch at hardening temperature. *Cryobiology* 10:78.
 11. De La Roche, I.A., C.J. Andrews, M.K. Pomeroy, P. Weinberger, and M. Kates. 1972. Lipid changes in winter wheat seedlings (*Triticum aestivum*) at temperatures inducing cold hardiness. *Can. J. Bot.* 50(12):2401.
 12. Faw, W.F., and G.A. Jung. 1972. Electrophoretic protein patterns in relation to low temperature tolerance and growth regulation of alfalfa. *Cryobiology* 9:548.
 13. Gerloff, E.D., T. Richardson, and M.A. Stahmann. 1967. Changes in fatty acids of alfalfa roots during cold hardening. *Plant Physiol.* 41:1280.
 14. Gerloff, E.D., M.A. Stahmann, and D. Smith. 1967. Soluble proteins in alfalfa roots as related to cold hardiness. *Plant Physiol.* 42:895.
 15. Gott, M.B., F.G. Gregory, and O.N. Purvis. 1955. Studies in vernalization of cereals XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and unvernallized Petkus winter rye. *Ann. Bot.* 19:87.
 16. Gregory, F.G., and O.N. Purvis. 1938. Studies in the vernalization of cereals. III. The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalizing effect of low temperature during germination. *Ann. Bot.* 2:753.
 17. Grenier, G., and C. Willemot. 1974. Lipid changes in roots of frost hardy and less hardy alfalfa varieties under hardening conditions. *Cryobiology* 11:324.

Chapter 22

1. Alden, J., and K.H. Hermann. 1971. Aspects of the cold-hardiness mechanism in plants. *Bot. Rev.* 37(1):37.
2. Bolduc, R.J., J.H. Cherry, and B.O. Blair. 1970. Increase in indoleacetic acid oxidase activity of winter wheat by cold treatment and gibberellic acid. *Plant Physiol.* 45:461.
3. Bula, R.J., D. Smith and H.J. Hodgson. 1956. Cold resistance in alfalfa at two diverse latitudes. *Agron. J.* 48:153.
4. Chouard, P. 1952. Les facteurs du milieu et les mécanismes régulateurs du développement des plantes horticoles. *Rep. Intern. Hort. Congr.* 13:17.
5. Chouard, P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:191.
6. Chouard, P., and P. Poignant. 1951. Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 23:103.
7. Chroboczek, E. 1934. A study of some eco-

18. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during acclimation. *Cryobiology* 6:263.
19. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during deacclimation of willow stem. *Cryobiology* 7:130.
20. Hänsel, H. 1953. Vernalization of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley, and winter barley. *Ann. Bot.* 17:417.
21. Harris, P., and A.T. James. 1969. The effect of low temperatures on fatty acid biosynthesis in plants. *Biochem. J.* 112:325.
22. Heber, U. 1959. Beziehungen zwischen der Grösse von Chloroplasten und ihrem Gehalt und löslichen Eiweissen und Zuckern im Zusammenhang mit dem Frostresistenzproblem. *Protoplasma* 51:284.
23. Hodgson, H.J. 1965. Effect of photoperiod on development of cold resistance in alfalfa. *Crop Sci* 4:302.
24. Jung, G.A., and K.L. Larson. 1972. Cold, drought and heat tolerance. *Agron. Monogr* 15:185.
25. Jung, G.A., S.C. Shih, and D.C. Shelton. 1967. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. III. Associated changes in soluble proteins and nucleic acid content and tissue pH. *Plant Physiol.* 42:1653.
26. Jung, G.A., and D. Smith. 1960. Influence of extended storage at constant low temperature on cold resistance and carbohydrate reserves of alfalfa and medium red clover. *Plant Physiol.* 35:123.
27. Jung, G.A., and D. Smith. 1961. Trends of cold resistance and chemical changes in certain nitrogen and carbohydrate fractions. *Agron. J.* 53:359.
28. Kenefick, D.G. 1964. Cold acclimation as it relates to winter hardiness in plants. *Agri. Sci. Rev. USDA* 2:21.
29. Kenefick, D.G., and E.I. Whitehead. 1971. A search for winter hardiness. *South Dakota Farm and Home Research*. 22:36.
30. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss. (Heidelberg)* B5:1.
31. Korovin, A.I., and T.A. Barskaya. 1962. Effect of soil temperature on respiration and activity of oxidative enzymes of roots in cold resistant and thermophilic plants. *Sov. Plant Physiol* 9:331.
32. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1975. Electrophoretic studies of the relationship of peroxidases, polyphenol oxidase and indoleacetic acid oxidase to cold tolerance in alfalfa. *Cryobiology* 12:62.
33. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1976. Electrophoretic studies of several dehydrogenases in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:375.
34. Krasnuk, M., F.H. Witham, and G.A. Jung. 1976. Electrophoretic studies of several hydrolytic enzymes in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:225.
35. Kuiper, P.J.C. 1970. Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness. *Plant Physiol* 45:684.
36. Lang, A. 1951. Untersuchungen über das Kältebedürfnis von zweijährigen *Hyoscyamus niger*. *Der Züchter*. 21:241.
37. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3:265.
38. Lang, A. 1961. Auxins in flowering. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:909. Berlin: Springer.
39. Lang, A., and G. Melchers. 1947. Vernalization und Devernalization bei einer zweijährigen Pflanze. *Z. Naturf* 2b:444.
40. Levitt, J. 1969. Growth and survival of plants at extremes of temperature—a unified concept. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:395.
41. Li, P.H., and C.J. Weiser. 1969. Metabolism of nucleic acids in one-year old apple twigs during cold hardening and dehardening. *Plant Cell Physiol.* 10:21.
42. McCown, B.H., T.C. Hall, and G.E. Beck. 1969. Plant leaf and stem proteins. II. Isozymes and environmental change. *Plant Physiology*. 44:210.
43. McCown, B.H., R.C. McLeester, G.E. Beck, and T.C. Hall. 1969. Environment-induced

- changes in peroxidase zymograms in the stem of deciduous and evergreen plants. *Cryobiology* 5:410.
44. McKinney, H.H. 1940. Vernalization and the growth-phase concept. *Bot. Rev.* 6:25.
 45. Marvin, J., and M. Morselli. 1971. Rapid low temperature hydrolysis of starch to sugars in maple stems and in maple tissue cultures. *Cryobiology* 8:339.
 46. Melchers, G. 1936. Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zbl.* 56:567.
 47. Melchers, G. 1937. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. *Biol. Zbl.* 57:568.
 48. Melchers, G. 1939. Die Blühormone. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 57:29.
 49. Melchers, G., and A. Lang. 1948. Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zentr.* 67:105.
 50. Napp-Zinn, K. 1960. Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. I. Licht und Dunkelheit während Kalte- und Wärmebehandlung. *Planta* 54:409.
 51. Purvis, O.N. 1934. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to length of day. *Ann. Bot.* 48:919.
 52. Purvis, O.N. 1940. Vernalization of fragments of embryo tissue. *Nature* 145:462.
 53. Purvis, O.N. 1947. Studies in vernalization of cereals. X. The effect of depletion of carbohydrates on the growth and vernalization response of excised embryos. *Ann. Bot.* 11:269.
 54. Purvis, O.N. 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 16:76. Berlin: Springer.
 55. Purvis, O.N., and F.G. Gregory. 1952. Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in *Petkus* winter rye, *Ann. Bot.* 16:1.
 56. Sarkar, S. 1958. Versuche zur Physiologie der Vernalisation. *Biol. Zentralbl.* 77:1.
 57. Schwabe, W.W. 1954. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. *J. Exp. Bot.* 5:389.
 58. Shih, S.C., and G.A. Jung. 1971. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. IV. An analysis of the chemistry of cold hardiness in alfalfa when growth is regulated by chemicals. *Cryobiology* 7:300.
 59. Shih, S.C., G.A. Jung, and D.C. Shelton. 1967. Effects of temperature and photoperiod on metabolic changes in alfalfa in relation to cold hardiness. *Crop Sci.* 7:385.
 60. Shinohara, S. 1959. Genecological studies on the phasic development of flowering centering on the Cruciferous crops, especially on the role of vernalization on ripening seeds. Shizuoka Prefecture Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. 6:1.
 61. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1949. The chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to frost hardiness. I. Seasonal variations in protein content. *Arch. Biochem.* 23:8.
 62. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to its frost hardiness. IV. Effects of ringing on translocation, protein synthesis and the development of hardiness. *Plant Physiol.* 28:177.
 63. Siminovitch, D., F. Gfeller, and B. Rheume. 1967. The multiple character of the biochemical mechanism of freezing resistance of plant cells. In E. Asahina, ed., *Cellular Injury and Resistance in Freezing Organisms*. Sapporo, Japan: Institute of Low Temperature Science.
 64. Siminovitch, D., C.M. Wilson, and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. V. Seasonal transformations and variations in the carbohydrates: starch-sucrose interconversions. *Plant Physiol.* 28:363.

65. Smith, D. 1968. Varietal chemical differences associated with the freezing resistance in forage plants. *Cryobiology* 5:148.
66. Stokes, P., and K. Verkerk. 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen* 50:141.
67. Wellensiek, S.J. 1961. Leaf vernalization. *Nature* 192:1097.
68. Wellensiek, S.J. 1962. Dividing cells as the locus for vernalization. *Nature* 195:307.
69. Wellensiek, S.J. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol* 39:832.
70. Willemot, C. 1975. Stimulation of phospholipid biosynthesis during frost hardening of winter wheat. *Plant Physiol* 55:356.

Chapter 23

1. Bennet-Clark, T.A., and N.P. Kefford. 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature* 171:645.
2. Blommaert, K.L.J. 1954. Growth and inhibiting substances in relation to the rest-period of the potato tuber. *Nature* 174:970.
3. Blommaert, K.L.J. 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach. *Dept. Agr. South Africa Sci. Bull.* 368:1.
4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:662.
5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1954. Action of light on lettuce-seed germination. *Bot. Gaz* 115:205.
6. Crocker, W. 1906. Role of seed coats in delayed germination. *Bot. Gaz.* 42:265.
7. Crocker, W. 1948. *Growth of Plants*. New York: Reinhold.
8. Denny, F.E. 1926. Hastening the sprouting of dormant potato tuber. *Am. J. Bot.* 13:118.
9. Denny, F.E. 1926. Effect of thiourea upon bud inhibition and apical dominance of potato. *Bot. Gaz.* 81:297.
10. Donaho, C.W., and D.R. Walker. 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of the rest period in Elberta peach. *Science* 126:1178.
11. Eagles, C.F. and P.F. Wareing. 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.* 17:697.
12. Evenari, M. 1949. Germination inhibitors. *Bot. Rev.* 15:153.
13. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
14. Harrington, G.T. 1916. Agncultural value of impermeable seeds. *J. Agr. Res.* 6:761.
15. Hemberg, T. 1947. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. *Acta Hort. Berg* 14:133.
16. Hemberg, T. 1949. The significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant* 2:24.
17. Hemberg, T. 1949. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plant.* 2:37.
18. Hemberg, T. 1950. The effect of glutathione on the growth-inhibiting substances in resting potato tubers. *Physiol. Plant.* 3:17.
19. Hemberg, T. 1952. The significance of the acid growth-inhibiting substances for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 5:115.
20. Hendershott, C.H., and L.F. Bailey. 1955. Growth inhibiting substances in dormant flower buds of peach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 65:85.
21. Hyde, E.O. 1954. The function of the hulum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and permeability of the testa. *Ann. Bot.* 18:241.
22. Ikuma, H., and K.V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. *Plant Physiol.* 39:756.
23. Lane, F.E., and L.F. Bailey. 1964. Isolation

- and characterization studies on the β -inhibitor in dormant buds of the silver maple, *Acer saccharinum* L. *Physiol. Plant.* 17:91.
24. Lippert, L.F., L. Rappaport, and H. Timm. 1958. Systematic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. *Plant Physiol.* 33:132.
25. Mayer, A.M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. *The Germination of Seeds*. New York: MacMillan.
26. Meyer, B.S., and D.B. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
27. Nitsch, J.P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 70:512.
28. Nitsch, J.P. 1959. Changes in endogenous growth regulating substances during flower initiation. *Fourth Intern. Congr. Biochem.* 6:141. London: Pergamon Press.
29. Olney, H.O., and B.M. Pollock. 1960. Studies of rest period. II. Nitrogen and phosphorus changes in embryonic organs of after-ripening cherry seed. *Plant. Physiol.* 35:970.
30. Phillips, I.D.J., and P.F. Wareing. 1956. Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. *Naturwiss.* 13:317.
31. Pollock, B.M., and H.O. Olney. 1959. Studies of the rest period. I. Growth translocation, and respiratory changes in the embryonic organs of the after-ripening cherry seed. *Plant Physiol.* 34:131.
32. Rappaport, L., L.F. Lippert, and H. Timm. 1957. Sprouting, plant growth, and tuber formation as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking dormancy with gibberellic acid. *Am. Potato J.* 34:254.
33. Rappaport, L., H. Timm, and L. Lippert. 1958. Gibberellin on white potatoes. *Calif. Agr.* 12:4, 14.
34. Robinson, P.M., P.F. Wareing, and T.H. Thomas. 1963. Dormancy regulators in woody plants. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus*. *Nature* 199:875.
35. Sankhla, S., and D. Sankhla. 1968. Reversal of (\pm)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.
36. Shull, C.A. 1911. The oxygen minimum and the germination of *Xanthium* seeds. *Bot. Gaz.* 52:453.
37. Shull, C.A. 1914. The role of oxygen in germination. *Bot. Gaz.* 57:64.
38. Smith, O.E., and L. Rappaport. 1961. Endogenous gibberellins in resting and sprouting potato tubers. In R.F. Gould, ed., *Gibberellins*. Am. Chem. Soc. 28:42.
39. Thornton, N.C. 1935. Factors influencing germination and development of dormancy in cocklebur seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7:477.
40. Thornton, N.C. 1939. Carbon dioxide storage. XIII. Relationship of oxygen to carbon dioxide in breaking dormancy of potato tubers. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 10:201.
41. Thornton, N.C. 1953. Dormancy. In W.E. Loomis, ed., *Growth and Differentiation in Plants*. Ames: Iowa State University Press.
42. Toole, E.H. 1959. Effect of light on the germination of seeds. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
43. Toole, E.H., H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, and V.K. Toole. 1953. Physiological studies of the effects of light and temperature on seed germination. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 18(2):267.
44. Toole, E.H., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and V.K. Toole. 1956. Physiology of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:299.
45. Toole, E.H., and V.K. Toole. 1939. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 11:51.
46. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
47. Tuan, D.Y.H., and J. Bonner. 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. *Plant Physiol.* 39:768.

48. Varga, M., and L. Ferenczy. 1956. Effect of "rindite" on the development of the growth substances in potato tubers. *Nature* 178:1075.
49. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
50. Wareing, P.F. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plant* 6:692.
51. Wareing, P.F. 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.* 7:261.
52. Wareing, P.F. 1956. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol* 7:191.
53. Wareing, P.F., and H.A. Foda. 1957. Growth inhibitors and dormancy in *Xanthium* seed. *Physiol Plant* 10:266.

قائمة بأهم المصطلحات العلمية

(أ)

epsomite	إبسوميت [إحدى المعادن الحاملة للكبريت]
bulbs	أبصال
apoplast	أبو بلاست [المكون غير الحي]
Circadian rhythms	إتزان إيقاعى يومى (أنظر فصل ٢١)
(Agave)	أجاف (جنس نباتى) من دوات الفلقة ينبع مجموعة نباتات البيئة الجافة
slime bodies	أجسام مخاطية
soil moisture tension	إجهاد رطوبى أرضى
tension water column	إجهاد عمود الماء (فى أوعية الخشب)
golgi apparatus	أجهزة جولجى
chlorophenoxy acids	أحماض الكلوروفينوكسى (من الأوكسينات الصناعية التخليقية)
amino acids	أحماض أمينية
aromatic amino acids	أحماض أمينية أروماتيكية (حلقة)
fatty acids	أحماض دهنية
organic acids	أحماض عضوية
nucleic acids (DNA/RNA)	أحماض نووية
barley endosperm bioassay	اختبار أندوسبرم الشعير الحيوى
dwarf pea bioassay	اختبار البسلة القزمة الحيوى
dwarf corn bioassay	اختبار الذرة القزمة الحيوى
Avena leaf bioassay	اختبار حيوى لورقة الشوفان
Rumex leaf bioassay	اختبار حيوى لورقة نبات الحميض
lettuce hypocotyl bioassay	اختبار حيوى للسويقة الجنينية السفلى للخس
Avena coleoptile curvature test	اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان
Cress root inhibition test	اختبار تثبيط جذر الكريس (حب الرشاد)
Avena Coleoptile Section test	اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان
reduction	إختزال

reductive amination	إختزال أميني
CO ₂ reduction and ethylene	إختزال ثاني أكسيد الكربون و إيثيلين (هرمون نباتي)
pectic acid	حمض البكتيك
photoreduction	إختزال ضوئي
bleeding	إدماء (خروج الماء عند الأسطح المقطوعة)
guttation	إدماع (فقد الماء خلال الثغور المائية)
adsorbents	إدمصاصي (مادة إدمصاصية من خواص السطوح في الغرويات)
ADP. adenosine diphosphate	أدينوزين ثنائي الفوسفات (مختصر)
ADPG. adenosine diphosphate Glucose	أدينوزين ثنائي الفوسفات جلوكوز (مختصر)
ATP. adenosine triphosphate	أدينوزين ثلاثي الفوسفات (مختصر)
(Arabidopsis)	أرابيدوبسيس (من نباتات العائلة الصليبية)
(Chrysanthemum)	اراولة (من نباتات العائلة المركبة)
conformational coupling	ارتباط تكويني أو تركيبي
vernalization	ارتباع (الاحتياجات الحرارية لبعض النباتات لكي تزهـر)
rice	أرز (نبات يتبع العائلة النجيلية)
detoxification, auxins	إزالة السمية (الأوكسينات)
osmoticum	أزموتيكي (أى مركب له نشاط أزموزي)
osmosis	أزموزية
electro- osmosis	أزموزية كهربية
osmometer	أزموميتر (جهاز لقياس الضغط الأزموزي)
spectrophotometer	اسبكترو فوتوميتر (جهاز قياس الأطياف الضوئية)
long- term response	استجابات بعيدة المدى
rapid responses	استجابات سريعة
photo periodic response	استجابية (النبات) للفترة الضوئية
strontium	استرونشيوم
elongation	استطالة
stroma	استروما (تركيب تحت بلاستيدي)
spherosomes	اسفيروزومات
(Scenedesmus)	اسينيدزمس (طحلب وحيد الخلية)
deciduous trees, abscission	أشجار متساقطة الأوراق (التساقط)
ionizing radiation	إشعاع تأيني
fluorescence	إشعاع لاصف
gamma radiation	أشعة جاما
chlorosis interveinal	إصفرار (بين تعريقتي - عَرَضُ مرضي يصيب النبات بسبب نقص بعض العناصر أو للإصابة ببعض الطفيليات)

reclamation	إصلاح (مرض ناتج عن نقص النحاس)
darkness	إظلام
xylem ducts	أعمدة خشب
membranes	أغشية
thylakoid lamellae	أغشية الثيلاكويد
lateral shoots	أغصان جانبية
exudates	إفرازات (نضح - إرتشاح)
(Actinomyces)	اكتينومايسيس
oxidation	أكسدة
biological oxidation	أكسدة حيوية
photooxidation	أكسدة ضوئية
oxidative decarboxylation	أكسدة مع نزع مجموعة الكربوكسيل
adhesion	التصاقية (من خواص الماء وبعض المركبات الأخرى)
electrolytes	الكتروليتات
phloem	اللحاء
phloem fibers	ألياف اللحاء
specific absorption	امتصاص نوعي
AMO 1618	أمو ١٦١٨
(اسم تجارى للمركب الكيميائي)	
2- isopropyl -4- (trimethyl ammonium chloride) -5 methyl pepcpriene charpoxylate	
Calcium phosphate salts	أملاح فوسفات الكالسيوم
amyloplasts	أميلوبلاست (البلاستيدات النشوية)
germination	إنبات
hypogean germination	إنبات أرضي
epigean germination	إنبات هوائي
photoelectric emission	إنبات كهروضوئي
pollen Tube	أنبوبة لقاحية
tropism	انتحاء
geotropism	انتحاء أرضي
negative geotropism	انتحاء أرضي سالب
positive geotropism	انتحاء أرضي موجب
phototropism	انتحاء ضوئي
entropy	أنتروبي (التشتت)
diffusion	انتشار
translocation	انتقال
electron transport	انتقال الإلكترون
passive transport (mineral salts)	انتقال سلس , (للألاح المعدنية)

acropetal movement	انتقال قمى
active transport	انتقال نشط
anthocyanins	أنثوسيانين (صبغة حمراء توجد ذائبة في الفجوات العصارية لبعض الأنسجة)
anthesis	انثسينات (عوامل تزهير مفترضة)
freezing point depression	انخفاض نقطة التجمد
endosperm	اندوسبرم (الغذاء المخزن في البذور)
endodermis	اندودرمز (البشرة الداخلية في سريح الجذر)
	اندول استيلدهيد (من المركبات الوحشية لتخليق اندول - ٣ - حمض الخليك)
indoleacetaldehyde	
	اندول - ٣ - أميتونيتريل (من المركبات الوسيطة لتثليل اندول - ٣ - حمض الخليك)
indole-3- acetonitrile	
indole-3- acetic acid (IAA)	اندول - ٣ - حمض الخليك (هرمون نباتى طبيعى)
enzymes	إنزيمات
IAA oxidase	إنزيم أكسدة اندول - ٣ - حمض الخليك
oxidation- reduction enzymes	إنزيمات أكسدة - اختزال (أخسدة)
urease	إنزيم تحلل اليوريا
triosephosphate dehydro	إنزيم نازع للهيدروجين من ثلاثيات الكربون المفسفرة
tryptophan synthetase	إنزيم تخليق التربتوفان
condensing enzyme	إنزيم تكتيف
constitutive enzyme	إنزيم تكوينى (يوجد دائماً في الخلايا)
sucrose synthetase	إنزيم تثليل (بناء) السكروز
apoenzyme	إنزيم مجرد (أى الجزء البروتينى من الإنزيم)
hydrolytic enzymes	إنزيم محلل مائياً
inducible enzyme	إنزيم مستحث (يتكون عند توافر مادة لاستحثاث تكونه)
tryptophan decarboxylase	إنزيم نازع لمجموعة الكربوكسيل من التربتوفان
transferase	إنزيم ناقل
transglycosidase	إنزيم ناقل لمجاميع الجليوكسيدات
transmethylase	إنزيم ناقل لمجموعة الميثيل
transacylase	إنزيم ناقل لمجموعة الأسيل
transaminase	إنزيم ناقل لمجموعة الأمين
transhydrogenase	إنزيم ناقل للهيدروجين
insulin	أنسولين (بروتين يعمل كهرمون في الإنسان والحيوان)
ripening	إنضاج (التسوية - يطلق على الثمار)
extinction (absorption spectra)	إنطفاء (الإمتصاص الطيفى)
reflectance	إنعكاس
devernalization	إنعكاس الإرتباع (أى إبطال الارتباع)

cell division	إنقسام الخلية
mitosis	المتوزي
(Ankistrodesmus brauni)	أنكسترودمس (طحلب)
anorthite	أنورثيت (معدن أولى يحتوى على الكالسيوم والألمنيوم وأكسيد السيليكون)
anion	أنيون (أيون سالب الشحنة)
orchids	أوركيد (نبات زهرى)
vessels, xylem	أوعية خشب
oxygen	أوكسجين
reserve auxins	أوكسينات إحتياطية (مخزنة)
free- auxins	أوكسينات حرة
bound auxins	أوكسينات مرتبطة
storage auxins	أوكسينات مخزنة
carbon monoxide	أول أكسيد الكربون
(Oenothera)	أوينوترا (نبات زهرة ربيع المساء أو آذان الدب)
ethrel	إثيلر (مادة صناعية منتجة للإثيلين)
ethylene	إثيلين (هرمون نباتى)
crassulacean acid metabolism	أيض الحمض الشحمى العصارى
fat metabolism	أيض الدهون
ferric hydroxide	أيدروكسيد حديديك (غروى كاره للماء)
(Euglena)	أيوجلينا (من الهدديات)
ions	أيونات
molybdate ions	أيونات المولبدات
hydrogen ions buffers	أيونات الهيدروجين المنظمة
illite	إيليت (معدن حامل لليوتاسيوم)

(ب)

barometer	باروميتر (جهاز قياس الضغط الجوى)
sinks	بالوعات (أفضية)
pyrite	بايريت (معدن حامل للكبريت)
peptides	ببتيدات
seeds	بذور
buds	براعم
lateral buds	براعم جانبية
apical buds	براعم طرفية
alfalfa	برسيم حجازى (من العائلة البقولية)
parenchyma	برنشيمة

phloem parenchyma	برنشيمة اللحاء
protamines	بروتامينات
chlorophyll proteins	بروتينات الكلوروفيل
simple proteins	بروتين بسيط
flavoprotein	بروتين فلافيني
lipoprotein	بروتين دهني
nucleoproteins	بروتين نووي
conjugated proteins	بروتين مرتبط
chromoprotein	بروتين ملون
pericycle	بريسيككل (تشرح الجذر)
(Pisum) Pea	بصلة (جنس نباتي يتبع العائلة البقولية)
(sativum)	بصلة المائدة
onion	بصل (نبات تابع للعائلة البصلية)
potato	بطاطس (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)
after ripening	بعد النضج (فترة ما بعد النضج)
legumes	بقوليات
Leguminosae	بقولية (عائلة نباتية تتبعها العديد من النباتات الإقتصادية)
calcium pectate	بكتات الكالسوم (من مكونات الصفيحة الوسطى)
(Azotobacter)	بكتريا التآزر (آزوتو باكتر)
(Escherichia coli)	بكتريا القولون (إشرشيا)
(Acetobacter	بكتريا حمض الخليك
acetigenum)	نوع أسيتجنم
xylinum)	نوع زيلنم
autotrophic bacteria	بكتريا ذاتية التغذية
aerobic bacteria	بكتريا هوائية
autotrophic bacteria	بكتريا لا هوائية
pectins	بكتينات
plasmolysis	بلزمة
incipient plasmolysis	بلزمة أولية
nucleoplasm	بلازم نووي
plasmodesmata	بلازمودزماتا (خيوط بلازمية)
plastocyanin	بلاستوسيانين
plastoquinone	بلاستو كينون
plastids	بلاستيدات
proplastids	بلاستيدات أولية
chloroplasts	بلاستيدات خضراء (كلوروبلاست)

leucoplasts	بلاستيدات عديمة اللون
chromoplasts	بلاستيدات ملونة
(Plantago lanceolata)	بلانتاجو (نبات نهار طويل)
poinsettia	بنت القنصل
sugar beet	بنجر السكر (نبات يتبع العائلة الرمرامية)
potassium	بوتاسيوم
potometer	بوتوميتر (جهاز لقياس النتج)
(Porophyra neveocystis)	بورفيريا (طحلب أحمر)
(Porphyridium)	بورفيريديوم (جنس الطحالب الحمراء)
porphyrins	بورفيرينات
boron	بورون
polyribosomes	بولي ريبوزومات (عديدات الريبوزومات)
polysomes	بولي رومات
polyhydroxyaldehydes (carbohydrates)	بولي هيدروكسي الدهيد (الكربوهيدرات)
polyhydroxy ketones (carbohydrates)	بولي هيدروكسي كيتونات (الكربوهيدرات)
peroxisomes	بيروكسومات
pyrophosphate	بيروفوسفات
pecan	بيكان (نبات يتبع العائلة الجوزية (عين الجمل))
pinocytosis	بينوسيتوزيس (إمتصاص المواد السائلة بواسطة الخلايا الحية)
biotite	بيوتيت (معدن حامل للبوتاسيوم والزنك)
puromycin	بيورميسين
purines	بيورينات

(ت)

saturation effect	تأثير التشبع (إمتصاص الأملاح)
shading effect	تأثير التظليل
Emerson effect	تأثير إمرسون
Gibbs - Donnan effect	تأثير جيبس دونان
Donnan effect and equilibrium	تأثير وإتزان دونان
photoperiodism	تأقت ضوئي
ionization	تأين
exchange	تبادل
ion exchange	تبادل الأيون
cation exchange	تبادل الكتيون
isotopic exchange	تبادل النظير

fixation	تثبيت
nitrogen fixation	تثبيت النروجين
asymbiotic nitrogen fixation	تثبيت النروجين لانتكافيا (بفعل الكائنات الدقيقة)
stomatal movement	تحرك ثغرى (فتح وقف الثغور)
basipetal movement	تحرك قاعدى
glycolysis	تحلل جليكولى
electrolysis	تحلل كهربى
hydrolysis	تحلل مائى
ash analysis	تحليل الرماد
cold tolerance	تحمل البرودة
mechanical scarification	تخديش ميكانيكى (للبذور لإضعاف القشرة الصلبة)
scarification	تخديش (إصطلاح يطلق على أى طريقة تعيد إلى غطاء البذرة نفاذيتة للماء والأوكسجين)
chemical scarification	تخديش كيميائى (لإزالة المواد الشمعية من قشرة البذور - لكسر سكونها)
specificity	تخصص
fermentation	تخمير
auxin gradient	تدرج الأوكسين
chemical potential gradient	تدرج منحدر الجهد الكيميائى
electrochemical potential gradient	تدرج منحدر الجهد الكهرو كيميائى
mass flow of ions	تدفق كتلى للأيونات
tryptophan	تربتوفان (حمض أمينى)
soil	تربة
radial micellation	ترتيب ميسيل شعاعى
translation	ترجمة
precipitation	ترسيب
filtration	ترشيح
photomorphogenesis	تركيب (النبات) التشكل الضوئى
concentration	تركيز
hydrogen ion concentration	تركيز أيون الهيدروجين
substrate concentration	تركيز مادة التفاعل
(Lupinus	ترمس
albus)	ترمس أبيض
luteus)	ترمس أصفر
arbores)	ترمس شبة شجرى
abscison	تساقط

fertilizer	سماد
imbibition	تشرب
morphogenesis	تَشَكُّل ظاهري (مورفولوجي)
self - replication	تضاعف ذاتي
grafting (vernalization experiments)	تطعيم (تجارب الأرتباع)
photoinductive cycle	تعاقب ضوئي دائري مُحِث
irradiate	تعريض للأشعة (تشعيع)
denaturation	تغير الطبيعية (يستعمل هذا الإصلاح عادة عند إفساد وتدمير طبيعة البروتينات)
apple	تفاح (نبات تابع للعائلة الوردية)
Bramley	براملي (صنف)
Delicious	ديليشيس (صنف)
McIntosh	مكلنتوش (صنف)
dark reactions	تفاعلات الظلام
enzyme reactions	تفاعلات انزيمية
endergonic reactions	تفاعلات مستهلكة للطاقة
exergonic reaction	تفاعل طارد للطاقة
Hill reaction	تفاعل هل
dwarfism, genetic	تقزم (وراثي)
hardening (cold tolerance)	تَقْسِيَة (تحمل النباتات للبرودة)
liming	تكليس (إضافة الجير)
nodulation	تكوين عقد (عقد جذرية على معظم البقوليات)
pollination	تَلْقِيح
synthesis	تَمَثِيل (بناء)
photosynthesis	تَمَثِيل ضوئي
privet	تمر حنة (اسمه العلمي (Ligustrum))
Haworth configuration	تناسق هاورث
stratification	تنضيد (كمر)
biological clock regulation	تنظيم الساعة الحيوية (البيولوجية)
respiration	تنفس
photorespiration	تنفس ضوئي
aerobic respiration	تنفس هوائي
anaerobic respiration	تنفس لا هوائي
aeration	تهوية
rosette	تورد - متورد (خروج الأوراق من سلاميات مُتَقَرِّمة)
assimilate stream	تيار نواتج التمثيل
grana thylakoids	ثيلا كويديات الجرانات

(ث)

Plank's constant	ثابت بلانك
sulphur dioxide	ثنائي أكسيد الكبريت
stomata	ثغور
hydathodes	ثغور مائية (يم عن طريقها الإدماع)
avocado pears	ثمار الزبدية (الاسم العلمي لهذا الجنس هو Persa)
parthenocarp	ثمار لا بذرية
dipeptides	ثنائي الببتيد
thymine	ثيمين (قاعدة نتروجينية)

(ج)

gravity	جاذبية
Gibberellins	جبريلينات
(Gibberella fujikuroi)	جبريلا فيجيكوري (فطر مسبب لمرض البكانا في الأرز)
gypsum	جبس (كبريتات الكالسيوم)
cell wall	جدار الخلية
primary wall	جدار أولى
tap root	جذر وتدى
roots	جذور
radicle	جذير (الجذر الجنيني للبادرة)
grana	جرانات (بذيرات أو حبيبات تحت تركيبات بلاستيدية)
molecules	جزيئات
polar molecules	جزيئات قطبية
pyrenoid bodies	جسيمات (أجسام) البيرونيدي
golgi bodies	جسيمات (أجسام) جولجي
microbodies	جسيمات دقيقة
drought	جفاف
glubulins	جلوبيولين (نوع من البروتينات)
glutathione	جلوتاثيون
glycogen	جليكوجين
glyoxysomes	جليوكسيمومات
embryo	جنين
osmotic potential	جهد أسموزي
matric potential	جهد الخشوة

pressure potential	جهد الضغط
chemical potential	جهد كيميائي
water potential	جهد مائي
reagents	جواهر (كشافة)
guayule	جوايول (نبات يتبع العائلة المركبة)
gelatin	جيلاتين

(٥)

ground state	حالة الخمود
chromatophores	حاملات الصبغات (البلاستيدات)
tent chambers	حجرات خيمية (تستخدم في الحقل لقياس النتح)
substomatal chamber	حجرة تحت ثغرية
iron	حديد
heat of vaporization	حرارة التبخير
heat of fusion	حرارة الانصهار
specific heat	حرارة نوعية
scales	حشفيات
growth movements	حركات النمو
nastic movements	حركات تأثيرية
hyponasty	حركات تأثيرية سفلية
epinasty	حركة تأثيرية علوية
bidirectional movement (phloem translocation)	حركة ذات اتجاهين (الانتقال في اللحاء)
bryophytes	حزازيات
stomatal sensitivity	حساسية ثغرية
(Amaranthus retroflexus)	حشيشة الخنزير
(Lepidium virginicum)	حشيشة الفلفل (حب الرشاد)
(Poa pratensis)	حشيشة جازون
primary pit fields	حقول النقر الابتدائية
annual rings	حلقات سنوية
pectic acid	حمض البكتيك
boric acid	حمض البوريك
gibberellic acid	حمض الجبريليك
glycolic acid	حمض الجليكوليك
ribonucleic acid (RNA)	حمض الريبونوكليك
auxenolonic acid, auxin B)	حمض اكسينولينيك (أوكسين ب)

auxentriolic acid, auxin A	حمض اكسيتريوليک (أو كسين أ)
abscisic acid	حمض الابسيسيك
ascorbic acid	حمض الاسكوربيک (فيتامين ج)
(DNA) deoxyribonucleic acid	حمض دى أو كسى ريونيوكليك (مختصر)
acidity	حموضة
(Rumex)	حُميْض (جنس نبات يتبع العائلة البوليجونية)
buckwheat	حنطة (نبات لايتبع القمح من العائلة البوليجونية)
annuals	حولى (نباتات يستمر نموها لعام واحد)
vesicles	حويصلات

(ذ)

mustard	خردل (نبات يتبع العائلة الصليبية)
(Brassica juncea)	خردل هندي
Brassicaceae	خردلية (عائلة نباتية عُرِفَتْ في الماضي باسم العائلة الصليبية)
artichoke	خرشوف
castor bean	خروع
lettuce	خس (نبات يتبع العائلة المركبة)
arrowwood	خشب السهم (نبات يتبع عائلة (Capriliaceae)
albuminous cell	خلية زلالية
epidermal cells	خلايا البشرة
pith cells	خلايا النخاع
guard cells	خلايا حارسة
ray cells	خلايا شعاعية
accessory cells	خلايا مساعدة
suberized cells	خلايا مسبرنة
subsidiary cells	خلايا مُعِينة (مساعدة)
quiescence	خمود
(Datura stramonium)	داتورة (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)
dahlia	داليا (نبات زينة يتبع العائلة المركبة)
diimide	داى إيميد (ثنائى الأמיד)
tobacco	دخان (جنس نباتى يتبع العائلة الباذنجانية)
millet	دخن (نبات يتبع العائلة النجيلية)
elm	دردار (نبات يتبع العائلة الدردارية)
tubers	درنات
lipids	دهون (ليبيدات)

glyoxylate cycle	دورة الجليوكسيلات
circulation of salts	دورة الأملاح داخل النبات
citric acid cycle	دورة حمض الستريك
Krebs cycle	دورة كريس
dolomite	دولوميت (معدن حامل للمغنسيوم والكالسيوم)
horsetail	دليل الحصان (إحدى المجموعات النباتية الجنينية الأولية)
dehydrogenases	ديهيدروجينيزات (انزيمات نازعات الهيدروجين)

(ذ)

wilt	ذبول
atoms	ذرات
maize	ذرة (نبات)
dwarf	قزمة
biennials	ذوات الحولين (نباتات تكمل دورة حياتها في حولين)
dicots	ذوات الفلقتين
monocots	ذوات الفلقة الواحدة
solubility	ذوبانية

(ر)

glycosidic linkage	رابطة جليكوسيدية
hydrogen bonding	رابطة هيدروجينية
kinetic order	رتبة الحركة
(Rudbeckia speciosa) Wenderoth	ردبيكيا (نبات يتبع العائلة المركبة)
humidity	رطوبة
relative humidity	رطوبة نسبية
رقم أفوجادرو (وهو عدد الكوانتات اللازم لإثارة مولاً واحداً من المادة)	

Avogadro number	رقم دورة (الأنزيم)
turnover number	رمرام (جنس نباق يتبع العائلة الرمرامية)
(Chenopodium)	رننكيل (الشقيق) (أحد أجناس العائلة الشقيقية)
(Ranunculus)	روبيديوم
rubidium	ريوز (سكر)
ribose	ريوزومات (من العضيات الخلوية المستولة عن تمثيل البروتين)
ribosomes	ريوفلافين
riboflavin	

ribonucleosides
subirrigation
plumule
nitrate reductase

ريونيوكلوسيدات
رى تحت التربة (تحت القاع)
ريشة (المجموع الخضري الجنيني في البادرات)
ريدكتيز النترات (إنزيم اختزال النترات)

(ز)

beech
zinc
zwitterion

زان (نبات يتبع العائلة الزانية) Fagaceae
زنك
زوترون (أى يظهر المركب كأيون ذو شحنتين - موجبة وسالبة)

(س)

spinach
Mimosa
field capacity
(Hyoscyamus niger)
sugar
sucrose
monosaccharides
disaccharides
tetrasaccharides
reducing sugars
phosphorylated sugars
succinyl coenzyme A
dormancy
phytol chain (chlorophyll a)
(Salvia occidentalis)
superphosphate
suberin
(Sorghum)
epicotyl
hypocotyl
internodes
apical dominance
(Cyanidium caldarium)

سبانخ (نبات يتبع العائلة الرمرامية)
ست المستحية (نبات يتبع العائلة البقولية)
سعة حقلية
سكران أسود (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)
سكر
سكرورز (سكر القصب - سكر ثنائي غير مختزل)
سكريات أحادية
سكريات ثنائية
سكريات رباعية
سكريات مختزلة
سكريات مفسفرة
سكسينيل المرافق الانزيمى أ
سكون
سلسلة الفيتول (كلوروفيل أ)
سلفيا (نبات يتبع العائلة الشفوية - نبات نهار قصير)
سوبر فوسفات
سوبرين
سورجم (جنس الذرة الرفيعة الذى يتبع العائلة النجيلية)
سويقة جنينية عليا (في البادرات)
سويقة جنينية سفلى (في البادرات)
سلاميات
سيادة قمية (تأثير البرعم الطرفى على إنباتية البراعم الجانبية)
سيانيدوم (طحلب)

cytoplasm	جينوبلازم
cytochromes	سيتوكرومات
cytokinins	سيتوكينينات (هرمونات نباتية)
(sedum	سيلدم (جنس نباتي من عائلة Crassalaceae)
serine	سيرين (حمض أميني)
cisternae	سيسترنا (أغشية تحت خلوية)
cycads	سيكادس (خف الجمل)
ccc. β -chloroethyltrimethyl ammonium chloride	سيكوسيل (مثبت للنمو) مختصر (cycocel) إسمه الكيميائي
cilia	سيليا (من الكائنات الدقيقة الهدبية)
silica gel	سيليكاجل
silicon	سيليكون
(Silene armeria)	سيلين أرميريا (نبات يتبع العائلة القرنفلية - نبات نهار طويل)

(ش)

شب الليل (وقد يعرف باسم نبات الساعة الرابعة) (نبات يتبع عائلة Nactaginaceae)

mirabilis	شبكة إندوبلازمية
endoplasmic reticulum (ER)	شبكة اندوبلازمية خشنة
rough endoplasmic reticulum	شبكة إندوبلازمية ناعمة
smooth endoplasmic reticulum	شحنة كهربية (الفرويات)
electric charge (colloids)	شريط كاسيري (في تشرخ الجذر)
casparian strip	شعيرات جذرية
root hairs	شعير (نبات يتبع العائلة النجيلية وهو من حاصلات الحبوب الهامة)
barley	شفرات
codons	شقوق حرة
free radicals	شوفان (جنس يتبع العائلة النجيلية)
(Avena)	شيخوخة
senescence	شيكوريا (نبات يتبع العائلة المركبة)
chicory	شيلم (نبات يتبع العائلة النجيلية)
(Secale cereale)	

(ص)

pigments	صبغات
accessory pigments	صبغة مساعدة
grana lamellae	صفائح الجرانات

stroma lamellae	صفائح الاستروما (تركيب تحت بلاستيدي)
sieve plates	صفائح غربالية
salix	صفصاف (جنس نباتي يتبع العائلة الصفصافية)
middle lamella	صفيفة وسطية (الغشاء الوسطى المكون من مواد بكتينية و كيتونات)
arabic gum	صمغ عربي (غري)
pinus (short leaf pine)	صنوبر (قصير الورق)
sodium	صوديوم
intermediate Form	صور وسطية

(ض)

osmotic pressure	ضغط أزموزي
imbibition pressure	ضغط التشرّب
hydrostatic pressure	ضغط هيدروستاتيكي (قوى اتزان الماء)
turgor pressure	ضغط الامتلاء
diffusion pressure	ضغط الانتشار
root pressure	ضغط جذري
standard atmospheric pressure	ضغط جوي قياسي
red light	ضوء أحمر

(ط)

energy	طاقة
vibrational energy	طاقة التذبذب
energy of activation	طاقة التنشيط
electronic energy	طاقة الكترونية
metabolic energy	طاقة أيضية
Gibbs Free energy (G)	طاقة حرة (لجبس)
rotational energy	طاقة دائرية محورية (طاقة تردد)
chemical energy	طاقة كيميائية
translational Kinetic energy	طاقة كينيتيكية انتقالية
nuclear energy	طاقة نووية
electrical double layer	طبقة كهربية مزدوجة (الغرويات)
blue- green algae	طحالب خضراء مزرقّة
coenocytic algae	طحالب متعددة الأنوية
(Jerusalem artichoke)	طرطوفة (نبات من العائلة المركبة)
chardakov's method in water potential measurement	

chardakov's method in water potential measurement

طريقة شارداكوف لقياس الجهد المائي

gravimetric method in water potential measurement

طريقة مثقالية لقياس الجهد المائي

parasites

طفيليات

(Lycopersicum), tomato

طماطم (جنس نباتي يتبع العائلة الباذنجانية) "بنندورة"

ground phase

طور أساس (أرضي)

continuous phase (colloids)

طور مستمر (الفرويات)

dispersed phase

طور منتشر

telophase

طور نهائي (للانقسام الغير مباشر) (الميتوزي)

absorption spectra

طيف ممتص (طيف الضوء الممتص بواسطة الصبغات النباتية)

(ظ)

plasmolytic phenomenon

ظاهرة بلزمة

(ع)

(Crassulaceae)

عائلة النباتات المشحمة العصارية

Cruciferae (Brassicaceae)

عائلة (النباتات) الصليبية (الخردلية حالياً)

agent Orange

عامل البرتقال (خليط من المبيدات العشبية)

emulsifying agent

عامل مستحلب

sunflower

عباد الشمس (نبات يتبع العائلة المركبة)

duckweed (Lemna)

عدس الماء

polysaccharides

عديدات الببتيدات

poysaccharides

عديدات التسكر

succulents

عصارية (يطلق على النباتات)

cell sap

عصير خلوي (محتويات الفجوة العصارية)

nuclear sap

عصير نووي

(Aspergillus niger)

عفن أسود (فطر يصيب كثير من المحاصيل الزراعية)

nodules

عقد

deplasmolysis

عكس البلزمة

denitrification

عكس النترة (تحول النترا إلى غاز النتروجين)

(Convolvulus)

عليق (نبات)

active exchange processis in guard cells

عمليات التحويل النشط في الخلايا الحارسة

essential elements

عناصر أساسية

sieve tube elements

عناصر الأنبوب الغربالي

trace elements

عناصر نادرة

grapes

عنب (نبات)

petiole	عنق
cofactors	عوامل مرافقة
inorganic cofactors	عوامل مساعدة غير عضوية

(غ)

gases	غازات
colloids	غرويات
hydrophobic colloids	غرويات كارهة للماء
hydrophilic colloids	غرويات محبة للماء
plagiogeotropic	غريب في اتجاهه الأرضي
grana membrane	غشاء الجرانات
plasmalemma	غشاء بلازمي
tonoplast	غشاء بلازمي داخلي (الغشاء الفجوى)
semipermeable membrane	غشاء شبه منفذ
pit membrane	غشاء نقري
seed coat	غطاء البذرة
coleorhiza	عمد الجذير
coleoptile	عمد الريشة
atmosphere	غلاف جوى (مخلوط الغازات حول الأرض)
nuclear envelope	غلاف نووى (المحيط بنواة الخلية)

(ف)

bean	فاصوليا
(Phaseolus)	فاصوليا (جنس نباتي يتبع العائلة البقولية)
stomatal pores	فتحة ثغرية
dark period	فترة إظلام
climateric	فترة انضاج حرجة
(Raphanus sativus) radish	فجل (نبات يتبع العائلة الصليبية)
inner spaces	فراغات داخلية
intercisternal space	فراغ حوبصل داخلي
phosphorylation	فسفرة
oxidative phosphorylation	فسفرة تأكسيد
photosynthetic phosphorylation	فسفرة تمثيل ضوئية
photophosphorylation	فسفرة ضوئية
phosphorus	فسفور

فسفون (الاسم التجارى لمركب صناعى مثبط للنمو)

phosfon D. tributyl 1-2,4 dichlorobenzylphosphonium chloride

electrophoresis	فصل كهرفى (هجرة كهربية)
Fungi	فطريات
catalytic action	فعل حفزى (فعل الإنزيمات)
spectrum action	فعل طيفى
carrier concept	فكرة الحامل
florigen	فلوريجين (هرمون نباتى - عامل التزهير)
photons	فوتونات (وحدة الطاقة الضوئية)
effervescence	فوران
phosphate	فوسفات
pyridoxal phosphate	فوسفات البيروودكسال
pyridoxamine phosphate	فوسفات البيروودكس أمين
sucrose phosphate	فوسفات السكروز
triose phosphates	فوسفات السكريات الثلاثية
calcium phosphate	فوسفات الكالسيوم
calcium hydrogen phosphate	فوسفات الكالسيوم الهيدروجينية
inorganic phosphate	فوسفات غير عضوى
peroxides	فوق أكاسيد
hydrogen peroxide	فوق أكسيد الهيدروجين
soybean	فول الصويا
metallo flavoproteins	فلافو بروتين معدنى (يتكون منه إنزيم اختزال النترات)
phytochrome	فيتوكروم (الصبغ النباتى المسئول عن الاستحثاث لفترة التأقت الصوى)
viruses	فيروسات
tobacco ring spot virus	فيروس البقع الحلقية فى الدخان
tobacco mosaic virus	فيروس تبرقش الدخان
phycoerythrins	فيكو إرثرين (صبغة من صبغات الطحالب الحمراء)
phycobilins	فيكو بيلينات
phycobilisomes	فيكو بيليزومات
phycocyanins	فيكوسيانينات (صبغة طحلبية)
(Fusarium moniliforme)	فيوزاريوم (فطر المرحلة اللاجنسية)
phenoxycetic acid chlorinated	فينوكسى حمض الخليك الكلورينية

(ق)

Planck's Law	قانون بلانك
Graham's Law of diffusion	قانون جراهام للإنتشار
Henry's Law	قانون هنرى (فى الإنتشار)
squash	قرع الكوسة
pumpkin	قرع عسل (يقطين)
(Dianthus)	قرنفل (جنس نباتى يتبع العائلة القرنفلية)
cortex	قشرة
sugarcane	قصب السكر
tracheids	قصبيات (أوعية الخشب)
entrainment	قَطْر
cotton	قطن
shoot tip	قمة المجموع الخضرى (الأغصان)
glumes	قنبعات (إحدى التركيبات المورفولوجية لأزهار العائلة النجيلية)
pressure bomb for water potential measurement	قنبلة الضغط لقياس الجهد المائى

(ك)

prokaryotes	كائنات أولية ليس لها أنوية محددة (مثل البكتريا والطحالب)
microorganisms	كائنات حية دقيقة
rust organisms	كائنات دقيقة مسببة للإصداء
multicellular organisms	كائنات عديدة الخلايا
cation	كاتيون (الأيون الموجب)
carotene	كاروتين (صبغة بلاستيديه مساعدة فى عملية التمثيل الضوئى)
carotenoids	كاروتينات
casein	كازين (بروتين اللبن)
calcite	كالسيت (معدن حامل للكالسيوم)
calcium	كالسيوم (من العناصر المعدنية الأساسية للنبات)
camellia	كاميليا (نبات يتبع عائلة Theaceae)
sulfur	كبريت
Flax	كتان (نبات)
density of diffusing molecules	كثافة الجزيئات المنتشرة
optical density	كثافة ضوئية
carbhydrates	كربوهيدرات

celery	كرفس (نبات من العائلة الخيمامية)
cabbage	كرنب (نبات من العائلة الصليبية)
brussels sprouts	كرنب كرنب بروكسل (نبات من العائلة الصليبية)
chromatography	كروماتوجرافى (إحدى طرق الفصل للمواد العضوية)
chromatin	كروماتين
chromosomes	كروموزومات
nucleolar chromosomes	كروموزومات نووية
Cherry	كريز (جنس يتبع العائلة الوردية)
cristae	كريستا (الأفرع البارزة)
Cryoscopy	كريسكوبية (طريقة الاختبار البارد لتقدير الجهد الأزموزى)
(Agapanthus umbellatas)	كرينم (نبات زينة نصف مائى يتبع العائلة النرجسية)
chalcopyrite	كلسوبيريت (صخور أولية تحتوى على نحاس وكبريت وحديد)
chloramphenicol	كلورمفينيكول (من المضادات الحيوية)
chlorenchyma	كلورنشيمية (الخلايا البرنشيمية المحتوية على بلاستيدات خضراء)
chlorophyll	كلورفيل (اليخضور)
cobalt chloride	كلوريد الكوبلت
chlorine	كلورين
chlorella	كلوريلا (طحلب وحيد الخلية)
quantosomes	كوانتوزومات
cobalt	كوبلت (عنصر يلعب دوراً في تثبيت النتروجين الجزيئى)
(corynebacterium fascians)	كورنبكتريوم
(Coleus)	كوليوس (جنس نباتى يتبع العائلة الشفوية)
(Coumarin)	كومارين
(Chlamydomonas)	كلاميديمونس (طحلب)
ketones	كيتونات
cutin	كيوتين (أديم)
kinetin	كينتين (من الهرمونات النباتية)

(ل)

lignin	لجنين (من مركبات الجدار الخلوى)
phloem	لحاء
(Fraxinus)	لسان العصفور (نبات)
microfibrils	لويقات دقيقة
lysimeter	ليزيمتر (ميزان يستخدم لقياس (البخزنتح) في الحقل)
limonite	ليمونيت (معدن حامل للحديد)

(Lunaria biennis)
nonelectrolytes

ليوناريا (نبات يتبع العائلة الصليبية)
لا إلكتروليات (مواد غير متأينة)

(م)

water
pauli exclusion principle
herbicides
Coenocytic
inhibitors
methionine
Japanese morning glory
prosthetic groups
reducing groups
hypertonic solution
isotonic solution
normal solution
hypotonic solution
Conifers
Z-scheme
universal solvent
coenzyme A
coenzyme Q
apical meristem
bakanae disease
poly hydroxy compounds
dipolar substances
amphoteric compounds
chelating agent
drip culture
slop culture
hydroponic culture
solution culture
emulsions
glycolytic pathway
glycolate pathway

ماء
مبدأ الطرد لباولي
مبيدات العشبيات (مبيدات الحشائش)
متعددة الأنوية
مثبطات
ميثيونين (حمض أميني يحتوي على الكبريت)
مجد الصباح الياباني (نبات يتبع العائلة العلاقية)
مجموعات فعالة (بروتينات وإنزيمات)
مجموعات مختزلة
محلول زائد التركيز
محلول سوى الأزموزية
محلول عياري
محلول ناقص التركيز
مخروطيات (من معرات البذور)
مخطط Z
مذيب عام
مرافق إنزيمي أ
مرافق إنزيمي ك
مرستيم طرفي
مرض الباكانا (البادرات الشاردة في الأرز)
مركبات بولي هيدروكسي
مركبات ذات قطبين
مركبات مترددة (الأمفوتيرية)
مركب مخلبي
مزارع التنقيط
مزارع مائلة (منحدرية)
مزارع مائية
مزرعة محاليل
مستحلب (من المحاليل)
مسكوفيت (معدن حامل للبوتاسيوم مسلك التحلل الجليكولي
مسلك الحليكوليت

Embden-Myerhof-Parnas pathway مسلك إمدن - ماير هوف - بارنس في التحلل الجليكولي

Hatch-Slack pathway مسلك هاتش - سليك

Calvin-Benson pathway

مسلك كالفن - بتسون (في تثبيت ثاني أكسيد الكربون في التمثيل الضوئي)

antigibberellins مضادات الجبرلينات

antioxidants مضادات الأكسدة

antiauxins مضادات الأوكسينات

pumps مضخات

ion pump مضخة الأيون

Nernst equation معادلة نيرنست

معامل الحرارة Q_{10}

temperature coefficient Q_{10}

Q_{10} ratio rate معدل التضخ (الإرتشاح)

Gymnosperms معرات البذور

carrier-ion complex معقد الحامل - الأيون

enzyme- substrate complex معقد الإنزيم - مادة التفاعل

growth retardants معوقات النمو

Angiosperms مغطاة البذور (أى النباتات الزهرية)

photochemical equivalence مكافئ كمي ضوئي

salt (s) ملح (أملاح)

promoters, germination منشطات (مشجعات الانبات)

buffers منظمات

growth regulators منظمات النمو

glowering regulators منظمات التزهير

osmoregulators منظمات الأزموزية

plant regulators منظمات نباتية

pectic substances مواد بكتينية

citrus موالح

electromagnetic waves موجات كهرو مغناطيسية (الموجات الضوئية)

fluid mosaic model موديل مبرقش سائل

banana موز

molybdenum مولبدنيوم (عنصر أساسي في تغذية النبات)

mitochondria ميتوكوندريا (من عضيات الخلية التي تختص بالأكسدة الحيوية)

micelles ميسيليات (رقائق أو صفائح)

microsome ميكروزوم

(ن)

enzyme reaction product

halophytes

shade plants

long day plants

short day plants

cold-requiring plants

C₃ plants

chilling sensitive plants

C₄ plants

day-neutral plants

sun plants

chilling-tolerance plants

mesophytes

cuticular transpiration

lenticular transpiration

potassium nitrate

nitrification

grasses

Gramineae

copper

necrosis

defoliation

decarboxilation

root-shoot ratio

permanent wilting percentage

cambial tissue

mesophyll

starch

ripeness

phyllotaxy

photosystem 1

photosystem 11

lyophobic system

نواتج تفاعلات الإنزيم

نباتات البيئة الملحية (تحمل الملوحة)

نباتات الظل

نباتات النهار الطويل

نباتات النهار القصير

نباتات محتاجة للبرودة

نباتات ثلاثية الكربون ك٣

نباتات حساسة للبرودة

نباتات رباعية الكربون ك٤

نباتات محايدة لطول النهار

نباتات مشمسة

نباتات مقاومة للبرودة

نباتات وسطية الرطوبة (تعيش في البيئة نصف الرطبة)

نتح أديمي

نتح عددي (فقد الماء عن طريق العديسات)

نترات البوتاسيوم

نترته (تحول الأمونيا إلى نترات)

نجيليات

نجيلية (عائلة نباتية)

نحاس

نخر (وجود بقع نتيجة نقص بعض العناصر)

نزع الأوراق

نزع مجموعة الكربوكسيل

نسبة الجذور إلى المجموع الخضري

نسبة الذبول الدائم

نسيج الكميوم

نسيج وسطي (في تشرح الورقة)

نشا

نضج

نظام ترتيب الأوراق (الترتيب الورقي)

نظام ضوئي ١

نظام ضوئي ٢

نظام كاره لوسط الانتشار

lyophilic system	نظام محب لوسط الانتشار
electron transport system (ETS)	نظام نقل الإلكترون
contact exchange theory	نظرية التبادل بالملامسة
corpuscular theory	نظرية الجسيمات أو الرقائق
Cohesion- tension theory	نظرية الشد المتناسك
Carbonic acid exchange theory in salt	نظرية تبادل حمض الكربونيك في امصاص الأملاح
	نظرية كولودنى - ونت (إحدى النظريات التى تفسر تأثير الأوكسين على الانتحاءات
Cholodny-went theory	
permeability	نفاذية
pit pairs	نقر زوجية
isoelectric point	نقطة التعادل الكهربى (فى البروتينات والأحماض الأمينية)
carbon dioxide compensation point	نقطة التعويض لثانى أكسيد الكربون
boiling point	نقطة الغليان (للسوائل)
transamination	نقل مجموعة الأمين
acid growth	نمو حامضى
ageotropic growth	نمو غير مستجيب للانتحاء الأرضى
assimilates	نواتج التمثيل
nucleolus	نوية (داخل نواة الخلية)
Nitrobacter	نيتروباكتري (بكتريا تؤكسد الأمونيا)
(Nitella clavata)	نيتيلا (طحالب من طحالب المياه العذبة)
nicotinamide - adenine dinucleotide (NAD)	نيكوتيناميد أدينين ثنائى النيوكليوتيد
	نيكوتيناميد أدينين ثنائى النيوكليوتيد فوسفات (NADP)
nicotinamide adenine dinucleotide phosphate	
(Neurospora)	نيوروسپيرا (فطر يسبب العفن)
pyridine nucleotides	نيوكليوتيدات البيرين
nucleotides	نيوكليوتيدات
pyrimidine nucleotide	نيوكليوتيد البيريميدين

(هـ)

hormones	هرمونات
flowering hormones	هرمونات تزهر
phytohormones	هرمونات نباتية
growth hormones	هرمونات نمو
flagella	هدبيات
histidine	هستيدين (حمض أمينى قاعدى)
hexoses	هكسوزات (سكريات سداسية الكربون)

hornblende	هورن بلند (معدن محوى على الزنك)
hyponitrite (HNO)	هيبونيتريت
hydrazine	هيدرازين (H_2N-NH_2)
hydrogen	هيدروجين
hydroxylamine	هيدروكسيلامين (NH_2OH)
hemoglobin	هيموجلوبين
hemicelluloses	هيميسيليلوز (من الكربوهيدرات المكونة للجدر الخلوية)
photosynthetic unite	وحدة ضوء تمثيلية
leaf (leaves)	ورقة نباتية (أوراق)
(ى)	
Uracil	يوراسيل (قاعدة نتروجينية)
uridine diphosphate (UDP)	يوريدين ثنائى الفوسفات
uridine diphosphate glucose	يوريدين ثنائى الفوسفات جلوكوز

مطابع الكتاب العربي الحديث
MODERN EGYPTIAN PRESS
الطبعة الأولى: ١٩٩٥
الطبعة الثانية: ٢٠٠٥